

**Wirkung erhöhter atmosphärischer CO₂ - Konzentrationen und weiterer
Wachstumsfaktoren auf das Wachstum von Sommerweizen unter
besonderer Berücksichtigung des Kohlenhydratmetabolismus**

Von der Gemeinsamen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Technischen Universität Carolo-Wilhelmina
zu Braunschweig
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr.rer.nat.)

genehmigte

D i s s e r t a t i o n

von
Ommo Edzard Ommen
aus Jever

1. Referent: Prof. Dr. Hans-Jochen Weigel
2. Referent: Prof. Dr. Dirk Selmar

eingereicht am: 16.07.2002

mündliche Prüfung (Disputation) am: 10.01.2003

2003
(Druckjahr)

Vorveröffentlichungen der Dissertation

Teilergebnisse aus dieser Arbeit wurden mit Genehmigung der Gemeinsamen Naturwissenschaftlichen Fakultät, vertreten durch den Mentor der Arbeit, in vorliegenden Beiträgen vorab veröffentlicht:

a) Publikationen

Ommen, O.E., Donnelly, A., Vanhoutvin, S., van Oijen, M. & Manderscheid, R. 1999: Chlorophyll contents in spring wheat grown under elevated CO₂ concentrations and other environmental stresses within the "ESPACE-wheat" project. - European Journal of Agronomy 10, S. 185-195.

b) Tagungsbeiträge

Poster: Manderscheid, R., Bender, J., Burkart, S., Ommen, O.E. & Weigel, H.-J. 1995: Wechselwirkungen erhöhter CO₂ - Konzentrationen, unterschiedlicher Wasserversorgung und freilandrelevanter Ozonkonzentrationen auf Sommerweizen. In: Weigel, H.-J., Dämmgen, U. & Scholz, F. (eds.): Klimawirkungsforschung im Geschäftsbereich des BML. Statusseminar des Arbeitskreises "Klimaänderung" (Arbeitsgruppe "Ökosysteme/Ressourcen") des Senats der Bundesforschungsanstalten im Geschäftsbereich des BML vom 6. bis 8. Dezember 1994 im Forum der FAL in Braunschweig-Völkenrode, Landwirtschaftsverlag, Münster. S. 245.

Poster: Ommen, O.E., Manderscheid, R. & Weigel, H.J. 1997: Effects of elevated CO₂ - concentrations on spring wheat: changes in fructan contents. In: Fuchs, A., Schittenhelm, S. & Frese, L. (eds.): Proceedings of the sixth seminar on inulin. Carbohydrate Research Foundation – European Fructan Assoc. La Hague, Niederlande. S. 95-100.

Poster: Ommen, O.E., Manderscheid, R. & Weigel, H.-J. 1997: Veränderung von Source-Sink - Gleichgewichten durch erhöhte CO₂ - Konzentrationen: Die Bedeutung der Halmreserven in Weizen. In: Werner, A. & Seyfarth, W. (eds.): Erkenntnisse, Methoden und Lösungsansätze für eine dauerhafte Naturentwicklung in Mitteleuropa. 27. Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie vom 01. - 06. September 1997 in Müncheberg. Selbstverlag des ZALF e.V., Müncheberg. S. 214.

Poster: Ommen, O.E., Burkart, S., Bender, J. Manderscheid, R. & Weigel, H.-J. 1998: Effects of elevated CO₂-concentrations on spring wheat: Interactions with ozone and drought stress. In: Course on climate change impact on agriculture and forestry. Proceedings of the European School of Climatology and Natural Hazards Course held in Volterra, Italy, 16 - 23 March 1996. European Commission, Brüssel. S. 469-473.

Vortrag: Ommen, O.E., Manderscheid, R. & Weigel, H.-J. 1998: Die Bedeutung von Kohlenhydratreserven im Halm für den Ertrag von Sommerweizen unter erhöhten atmosphärischen CO₂ - Konzentrationen. In: Overdieck, D. & Forstreuter, M. (eds.): Stoffverlagerung in Pflanzen und von Pflanzen zum Ökosystem. 2. Treffen des GfÖ-Arbeitskreises in Berlin "Experimentelle Ökologie der Pflanzen". Fachbereich 7 der TU Berlin, Berlin. S. 73-82.

Poster: Ommen, O.E., Manderscheid, R. & Weigel, H.-J. 1998: Akkumulation von Kohlenhydraten in den Blättern eines Sommerweizenbestandes unter kontrollierten Klimabedingungen. In: Beyschlag, W., Breckle, S.-W., Steinlein, T. & Herlt, U. (Organisationskomitee): Ökophysiologie pflanzlicher Interaktionen. 3. Jahrestagung des Arbeitskreises "Experimentelle Ökologie der Pflanzen" in der GfÖ 8. - 9. Mai 1998.

Tagungsprogramm und Zusammenfassungen der Beiträge. Universität Bielefeld, Zentrum für interdisziplinäre Forschung (ZIF), Bielefeld, S. 41.

Poster: Ommen, O.E., Manderscheid, R. & Weigel, H.-J. 1998: Akkumulation von Kohlenhydraten im vegetativen Gewebe von Sommerweizen bei erhöhten CO₂ - Konzentrationen unter Freilandbedingungen. In: Beyschlag, W., Breckle, S.-W., Steinlein, T. & Herlt, U. (Organisationskomitee) Ökophysiologie pflanzlicher Interaktionen. 3. Jahrestagung des Arbeitskreises "Experimentelle Ökologie der Pflanzen" in der GfÖ 8. - 9. Mai 1998. Tagungsprogramm und Zusammenfassungen der Beiträge. Universität Bielefeld, Zentrum für interdisziplinäre Forschung (ZIF), Bielefeld, S. 42.

Poster: Ommen, O.E., Manderscheid, R. & Weigel, H.-J. 1998: Source sink imbalances by elevated CO₂: the role of wheat stem reserves. In: De Kok, L.J. & Stulen, I. (eds.): Responses of plant metabolism to air pollution and global change. Backhuys Publishers, Leiden, Niederlande. S. 399-402.

Poster: Ommen, O.E., Manderscheid, R. & Weigel, H.-J. 1998: Kohlenhydratgehalte in den Blättern eines Sommerweizenbestandes in Abhängigkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR), Temperatur und CO₂ - Konzentration. In: Gesellschaft für Pflanzenbauwissenschaften (ed.): 42. Jahrestagung vom 10. bis 12. September 1998 in Freising-Weihenstephan. Wissenschaftlicher Fachverlag, Giessen. S. 165-166.

c) ESPACE-Wheat- Berichte

Manderscheid, R., Bender, J., Burkart, S., Ommen, O.E., & Weigel, H.-J. 1995: Report of the ESPACE-Wheat open-top chamber experiment 1994 at Braunschweig, FRG. In: Hertstein, U. & Jäger, H.J. (eds.): ESPACE-Wheat. European Stress Physiology and Climate Experiment - Project 1: Wheat. Progress Report January 1994 – December 1994. Commission of the European Union, Brüssel. S. 19-22.

Ommen, O.E., Burkart, S., Manderscheid, R., Bender, J. & Weigel, H.-J. 1996: Report of the ESPACE-Wheat open-top chamber experiment 1995 at Braunschweig, FRG. In: Hertstein, U. & Jäger, H.J. (eds.): ESPACE-Wheat. European Stress Physiology and Climate Experiment - Project 1: Wheat. Progress Report January 1995 – December 1995. Commission of the European Union, Brüssel. S. 15-24.

Burkart, S., Ommen, O.E., Manderscheid, R., Bender, J. & Weigel, H.-J. 1997: Braunschweig group final report January 1994 - March 1997. In: Hertstein, U. & Jäger, H.J. (eds.): ESPACE-wheat final report (January 1994 - March 1997). Commission of the European Union, Brüssel. 48 Seiten.

Hertstein, U. & Jäger, H.J. (Koordinatoren): ESPACE –Wheat. European Stress Physiology And Climate Experiment. Executive Summary January 1994-March 1997. Commission of the European Union, Brüssel. 19 Seiten.

d) Jahresberichte der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft (FAL), Braunschweig

1994: S. 42; 1995: S. 43; 1996: S. 43; 1997: S. 46

Danksagung

Zahlreiche Personen, die mich auf meinem Weg zur Dissertation begleitet haben, gebührt entsprechender Dank Ganz besonders verbunden bin ich meinem Mentor, Herrn Prof. Dr. Weigel, für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes, die Überlassung des Themas, die konstruktive Kritik während der Fertigstellung der Arbeit und die Übernahme des Referats.

Als offiziellen Vertreter der TU Braunschweig danke ich Herrn Prof. Dr. Dirk Selmar für die Übernahme des Korreferats.

Herrn Dr. Jürgen Bender danke ich insbesondere für sein Engagement für den Forschungsantrag, während ich Herrn Dr. Remigius Manderscheid für die konzeptionelle Betreuung Dank ausspreche. Herrn Dr. Stefan Burkart danke ich für die Bereitstellung von Gaswechselmessdaten, die gemeinsame Versuchsdurchführung und fruchtbare Diskussionen.

Ideen zur HPLC-Validierung haben mir Dr. Kersting und Prof. Dr. Betsche von der Bundesanstalt für Getreide-, Kartoffel- und Fettforschung in Detmold mitgegeben, Tipps zur Methodenentwicklung der WSC-Analytik bekam ich von Dr. Gerd Albrecht (HU Berlin). Für die vom damaligen Institut AKF Müncheberg ermittelten Wurzeldata danke ich stellvertretend Frau Dr. Sabine Obenauf.

Die finanzielle Unterstützung durch die EU im Rahmen des ESPACE-wheat Programms machte die Forschungsarbeit erst möglich.

Für die technische Assistenz bei der Versuchsdurchführung, insbesondere bei der WSC-Analytik, danke ich stellvertretend Britta Müller und Carina Trenkler.

Herrn Peter Kuhrt als Geschäftsführer der PARAT GmbH danke ich für seine aufmunternde Unterstützung und die Bereitschaft zur zeitweisen Freistellung bis zur Fertigstellung der Arbeit.

Außerdem sei allen namentlich nicht genannten Personen aus der FAL, der TU Braunschweig und meinem persönlichen Umfeld, die zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben, an dieser Stelle gedankt.

1	Einleitung	1
1.1	Problemstellung und Zielsetzung	1
1.2	Grundlagen zum Thema.....	3
1.2.1	Die globale Klimaveränderung	3
1.2.2	Wirkung erhöhter atmosphärischer CO ₂ – Konzentrationen auf Weizen.....	5
1.2.2.1	Photosynthese.....	5
1.2.2.2	C-Allokation, Speicherformen von Kohlenhydraten.....	8
1.2.2.3	Wachstum.....	10
1.2.2.4	Ertragsbildung.....	11
1.2.2.5	Wechselwirkung mit anderen Umweltfaktoren.....	12
1.2.3	Methoden der Kohlenhydratanalytik.....	13
2	Material und Methoden	15
2.1	Pflanzenmaterial und Anzuchtbedingungen	15
2.1.1	Pflanzenmaterial	15
2.1.2	Anzuchtbedingungen	15
2.2	Expositionsbedingungen.....	17
2.2.1	Open-top Anlage (Freilandkammern).....	17
2.2.2	CSTR-System (Klimakammern).....	18
2.3	Durchgeführte Behandlungen.....	18
2.3.1	OTC-Versuche 1994-96	18
2.3.2	Manipulation von Quellen- und Senkenstärken.....	19
2.3.3	CSTR-Versuche 1997.....	20
2.4	Wirkungserhebungen	21
2.4.1	Pflanzenentwicklung	21
2.4.1.1	Wachstumsverlauf.....	21
2.4.1.2	Chlorophyllbestimmungen	22
2.4.2	Ernten zur Biomassen- und Ertragsbestimmung.....	24
2.4.2.1	Oberirdische Biomassen und Kornerträge	24
2.4.2.2	Unterirdische Biomassen.....	24
2.4.2.3	Bestimmung der Blattflächen.....	25
2.4.3	Analyse der Quellen/Senken-manipulierten Pflanzen	27
2.5	Versuchsdurchführung zur Bestimmung der WSC-Gehalte	28
2.5.1	Diurnale Rhythmik (Tagesgänge).....	28
2.5.1.1	Kontrollierte Bedingungen (CSTR)	28
2.5.1.2	Naturnahe Bedingungen (OTC)	30
2.5.2	WSC-Gehalte im Ontogenieverlauf.....	32
2.5.2.1	Basisexperiment	32
2.5.2.2	Quellen/Senken-manipulierte Pflanzen.....	32
2.6	Kohlenhydratanalytik	33
2.6.1	Extraktionsverfahren.....	33
2.6.2	HPLC-Analytik	35
2.6.3	Absicherung der HPLC-Methodik	36
2.6.3.1	Dünnschichtchromatographie (DC)	36
2.6.3.2	Überprüfung der Fruktanfraktion mittels saurer Hydrolyse.....	37
2.6.3.3	Überprüfung des HPLC-Eluats mit der Anthronmethode.....	39
2.6.3.4	Überprüfung des internen Standards L (-) Sorbose.....	40
2.6.3.5	Analyse des Messfehlers bei Mehrfachbestimmungen	41
2.6.4	Stärkebestimmung	42
2.7	Auswertung und Datenbehandlung.....	43
3	Ergebnisse.....	44
3.1	Klimabedingungen in den OTC.....	44
3.2	Pflanzenentwicklung.....	45

3.2.1	Wachstumsverlauf.....	45
3.2.1.1	Pflanzenhöhe	45
3.2.1.2	Blatterscheinungsrate und Phyllochron	46
3.2.1.3	Blattzahl pro Halm	47
3.2.1.4	Blattflächen	47
3.2.1.5	Blattseneszenz	48
3.2.1.6	Bestockung, Halm- und Ährenzahlen	50
3.2.1.7	Kornfüllung	51
3.2.2	Chlorophyllbestimmungen	51
3.3	Biomassen und Erträge	53
3.3.1	Oberirdische Biomassen	53
3.3.1.1	Versuchsjahr 1994.....	54
3.3.1.2	Versuchsjahr 1995.....	55
3.3.1.3	Versuchsjahr 1996.....	56
3.3.2	Unterirdische Biomassen	57
3.3.2.1	Versuchsjahr 1994.....	57
3.3.2.2	Versuchsjahr 1995.....	57
3.3.3	Kornerträge	58
3.3.3.1	Versuchsjahr 1994.....	59
3.3.3.2	Versuchsjahr 1995.....	60
3.3.3.3	Versuchsjahr 1996.....	60
3.3.4	Quellen-Senken-Manipulationen	62
3.3.4.1	Biomassen und Wachstumsverlauf	62
3.3.4.2	Halmabschnittslängen und Halmmassen	68
3.3.4.3	Abschätzung der Senkenausnutzung	68
3.4	Untersuchungen der WSC-Konzentrationen	70
3.4.1	Diurnale Rhythmik unter simulierten Klimabedingungen	70
3.4.2	Diurnale Rhythmik unter naturnahen Klimabedingungen.....	72
3.4.2.1	WSC-Konzentrationen im Blattgewebe	73
3.4.2.2	WSC-Konzentrationen im Halmgewebe	79
3.4.2.3	WSC-Konzentrationen im Wurzelgewebe	80
3.4.3.1	Einfluss saisonaler Klimabedingungen	82
3.4.3.2	Versuchsjahr 1994.....	82
3.4.3.3	Versuchsjahr 1995.....	83
3.4.3.4	Versuchsjahr 1996.....	83
3.4.3.5	Beitrag der Halmreserven an der Kornfüllung	86
3.4.4	WSC-Konzentrationen nach Quellen/Senken Manipulationen	88
3.4.4.1	Versuchsjahr 1995.....	88
3.4.1.2	Versuchsjahr 1996.....	90
3.5	Methodik der Kohlenhydratanalytik	93
3.5.1	Extraktionsverfahren.....	93
3.5.2	HPLC-Analytik	94
4	Diskussion.....	96
4.1	Wirkung von CO₂ auf die Pflanzenentwicklung und Wechselwirkung mit O₃ / Trockenstress	96
4.1.1	Wachstum	97
4.1.2	Biomasse und Ertrag.....	100
4.1.3	Quellen-Senken-Manipulationen	101
4.1.4	Fazit	102
4.2	Metabolismus löslicher Kohlenhydrate (WSC) unter erhöhten atmosphärischen CO₂ – Konzentrationen	103
4.2.1	Entwicklung und Optimierung der WSC-Analytik	104
4.2.2	Rhythmik der WSC im Tages- und Ontogenieverlauf.....	105
4.2.3	Wirkung von CO ₂	106
4.2.4	Wirkung von O ₃ / Trockenstress.....	107
4.2.5	Wirkung von Quellen-Senken-Manipulationen	108

4.2.6	Fazit	108
4.3	Zusammenfassende Bewertung	110
4.3.1	Wirkung erhöhter CO ₂ – Konzentrationen auf die Ertragsbildung von Weizen	110
4.3.2	Wirkung erhöhter O ₃ – Konzentrationen auf die Ertragsbildung und Wechselwirkung mit erhöhten CO ₂ - Konzentrationen	112
4.3.3	Wirkung von Trockenstress auf die Ertragsbildung und Wechselwirkung mit erhöhten CO ₂ – Konzentrationen	114
4.3.4	Übertragbarkeit der Versuchsergebnisse	114
5	Zusammenfassung	119
6	Literaturverzeichnis	121
7	Anhang.....	133
7.1	Tabellenanhang.....	133
7.2	Abkürzungsverzeichnis	201
7.3	Lebenslauf.....	203

”Die Menschheit steht an einem entscheidenden Punkt ihrer Geschichte...
Durch eine Vereinigung von Umwelt- und Entwicklungsinteressen und ihre stärkere
Beachtung kann es uns jedoch gelingen, die Deckung der Grundbedürfnisse, die
Verbesserung des Lebensstandards aller Menschen, einen größeren Schutz und eine bessere
Bewirtschaftung der Ökosysteme und eine gesicherte, gedeihlichere Zukunft zu
gewährleisten.”

Aus der Präambel der Agenda 21
Rio de Janeiro 1992

1 Einleitung

1.1 Problemstellung und Zielsetzung

Das Eintreten einer durch menschliche Aktivitäten herbeigeführten globalen Klimaänderung gilt als gesichertes Erkenntnis der Klimawirkungsforschung. Durch die Emission klimarelevanter Spurengase wie Kohlendioxid (CO_2), Fluor-Chlor-Kohlenwasserstoffe (FCKW), Methan (CH_4) und Lachgas (N_2O) wird das dynamische Gleichgewicht der Stoffkreisläufe auf globaler Ebene nachhaltig gestört. Darüber hinaus ist auf regionaler Ebene ein Anstieg des troposphärischen Ozons (O_3), sowie von Stickoxiden (NO_x) und Schwefeloxiden zu erwarten.

Neben der direkten chemischen Wirkung haben die Konzentrationserhöhungen der Spurengase direkte und indirekte physikalischen Auswirkungen wie globaler Temperaturanstieg, Zunahme von Klimaextremen und veränderter Niederschlagsmuster. Die Änderung der chemischen und physikalischen Klimafaktoren hat also unmittelbaren Einfluss auf einige Produktionsfaktoren der Landwirtschaft.

Atmosphärisches CO_2 dient als Substrat für die photosynthetische Kohlenstoffgewinnung. Da die CO_2 -Konzentration der Atmosphäre zur Zeit im suboptimalen Bereich liegt, stimulieren erhöhte atmosphärische CO_2 – Konzentrationen die Photosynthese und damit die primäre Ertragsvoraussetzung von Nutzpflanzen. Weitere Umweltfaktoren, wie Licht, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit modifizieren die CO_2 – Wirkung auf die Ertragsbildung (MCKEE UND WOODWARD, 1994a; DRAKE *et al.*, 1997) in Richtung einer besseren Ressourcenausnutzung. Auch der Effekt des potentiell phytotoxisch wirkendes Gases O_3 auf Wachstum und Ertrag von Kulturpflanzen wird durch erhöhte CO_2 – Konzentrationen modifiziert. Genauere Informationen über die Wechselwirkung von CO_2 und Luftschadstoffen sind allerdings bislang kaum vorhanden und bedürfen einer detaillierten Untersuchung (ALLEN, 1990; HERTSTEIN *et al.*, 1995).

Diese Unklarheiten waren Grundlage für das European Stress Physiology And Climate Experiment (ESPACE-Wheat). Ziele des in den Jahren 1994-1997 durchgeführten Projektes waren:

- die experimentelle Untersuchung der Sensitivität des Wachstums, der Entwicklung und der Produktivität von Weizen gegenüber Änderungen der CO_2 – Konzentration, von Klimavariablen und anderen Umweltfaktoren,
- die Verwendung der experimentell erhobenen Daten zur Ausweitung und Verbesserung von prozessorientierten Weizenwachstums – Simulationsmodellen und
- die Verwendung der Modelle zur Ermittlung des Einflusses der prognostizierten Klimaänderung, der CO_2 – Konzentration und zusätzlicher Stressfaktoren auf landwirtschaftliche Nutzpflanzen in Europa.

Am Institut für Produktions- und Ökotoxikologie der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft (FAL) wurden die Teilaspekte O_3 und Trockenstress bearbeitet. Neben der Erhebung von Wachstums- und Ertragsdaten sollten im Rahmen von ESPACE-wheat die physiologischen Grundlagen der Reaktion von Weizen auf ein erhöhtes CO_2 -Angebot untersucht werden. Zu geringe Senkenkapazitäten werden für Akklimatisationsphänomene der Photosynthese bei erhöhten CO_2 – Konzentrationen im Sinne einer verringerten Photosynthesekapazität und damit für eine relativ geringe Reaktion der Pflanze auf eine CO_2 – Anreicherung verantwortlich gemacht (STITT, 1991). Weizen besitzt die Möglichkeit der

Zwischenspeicherung von Assimilaten als Fruktane im Halmgewebe (POLLOCK UND CAIRNS, 1991).

Für die Modellierung von Wachstumsmodellen ist ein grundlegendes Verständnis der veränderten Beziehungen zwischen Quellen (Blätter und andere photosynthetisch aktive Pflanzenorgane) und Senken (Ähren, Wurzeln) unter erhöhten atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen mit besonderer Berücksichtigung des Halms als Zwischenspeicher Voraussetzung. Die Auswirkung der veränderten Quellen-Senken – Beziehungen auf die Ertragsbildung ist dabei von zentraler Bedeutung.

Für die vorliegende Arbeit ergaben sich damit die unten formulierten drei Zielsetzungen. Zusätzlicher Aufgabenpunkt war die Modifikation der CO_2 -Wirkung durch die Faktoren Wasserversorgung und Ozonbelastung.

1) Analyse der Pflanzenentwicklung unter erhöhten CO_2 - Konzentrationen

Durch Wachstums- und Ertragsanalysen sowie definierten Quellen-Senken-Manipulationen soll die Wirkung erhöhter CO_2 – Konzentrationen auf die Pflanzenentwicklung untersucht werden.

2) Untersuchung des WSC-Metabolismus unter erhöhten CO_2 – Konzentrationen

Durch Analyse der wasserlöslichen Kohlenhydrate (WSC) im diurnalen Zyklus und im Ontogenieverlauf sowie nach Quellen-Senken-Manipulationen soll die Wirkung erhöhter CO_2 -Konzentrationen auf den Kohlenhydrathaushalt der Weizenpflanze untersucht werden.

Voraussetzung für die Erhebung von zuverlässigem Datenmaterial ist eine geeignete Analytik. Deshalb soll eine Methodik zur Untersuchung von Pflanzenproben auf WSC mittels Hochdruck Flüssigkeits – Chromatographie (HPLC) entwickelt und optimiert werden.

3) Ableitung von Aussagen zur Wirkung erhöhter CO_2 – Konzentrationen auf die Ertragsbildung

Die Erkenntnisse aus den Untersuchungen zur Pflanzenentwicklung und dem Kohlenhydrathaushalt sollen in einen Zusammenhang gebracht werden. Ein zentraler Punkt dabei ist die Bildung und Nutzung von Senken für die vermuteten zusätzlich gebildeten Assimilate unter erhöhten CO_2 – Bedingungen.

1.2 Grundlagen zum Thema

1.2.1 Die globale Klimaveränderung

Durch die menschliche Tätigkeit hat sich insbesondere in den letzten Jahrzehnten die Zusammensetzung der Erdatmosphäre über die natürlichen Zyklen hinaus verändert. Begriffe wie "Globale Klimaveränderung", "global change", "Treibhauseffekt" oder "Globale Erwärmung" beschreiben die beobachteten und / oder vorhergesagten Veränderungen in den Wechselwirkungen zwischen den chemischen und physikalischen Klimafaktoren. Die daraus resultierenden Veränderungen der Lebensgrundlagen der Menschheit und die damit verknüpften Probleme wie Nord-Süd-Konflikt, Umweltzerstörung und soziale Ungerechtigkeit sind zu einem gesellschaftspolitisch brisanten Thema geworden. Zahlreiche populärwissenschaftliche Veröffentlichungen und politische Aktivitäten bis hin zur 2. Umweltkonferenz der Vereinten Nationen in Rio de Janeiro 1992 mit der Verabschiedung der Agenda 21 als Umweltaktionsprogramm belegen das öffentliche Interesse an diesem Themenkomplex. Interdisziplinär zusammengesetzte Forschergruppen suchen nach detaillierten Erkenntnissen zum Ausmaß der prognostizierten Klimaveränderung und nach Lösungsansätzen zur Minderung der befürchteten negativen Auswirkungen.

Während der Erdgeschichte hat sich das Klima – auch in Wechselwirkung mit der Evolution der Arten – mehrfach grundlegend verändert und zur derzeitigen geologischen Phase der zyklischen Abfolge von Warm- und Eiszeiten entwickelt. Die in jüngster Zeit beobachtete Erwärmung der Erdatmosphäre wird auf anthropogen verursachte Emissionen von Treibhausgasen zurückgeführt (vergl. Tab. 1.1). Wesentliche Ursachen dieser Entwicklung sind die Freisetzung von CO₂ durch Verbrennung fossiler Energieträger und Abholzung / Abbrennen borealer und tropischer Wälder.

Tab. 1.1

Atmosphärische Spurengase mit signifikantem Beitrag zum "global change". Aufstellung nach KRUPA (1997), verändert. Derzeitige Werte: ca. 1990; Vorindustrielle Werte: 1750 – 1800.

	CO ₂	CH ₄	N ₂ O	FCKW	O ₃	H ₂ O (Dampf)
Anthropogene Quellen	fossile Brennstoffe, Entwaldung	Viehhaltung, Reiskultur, Verfeuerung von Biomasse, foss. Brennst.	Dünger, Veränderung der Landnutzung	Kühlmittel, Aerosole, industr. Prozesse	Kohlenwasserstoffe (KW), Verfeuerung v. Biomasse	Veränderung der Landnutzung, Bewässerung
Natürliche Quellen	im Gleichgewicht	Feuchtgebiete	Böden, trop. Wälder	Keine	KW	Evapotranspiration
Verweildauer in Atmosphäre	50-200 Jahre	10 Jahre	150 Jahre	60-100 Jahre	Wochen bis Monate	Tage
Derzeitige Konz. in Bodennähe [ppb]	353.000	1720	310	0,28 – 0,48	25 – 45 ¹⁾	3000 – 6000 in Stratosphäre
Vorindustrielle Konz. in Bodennähe [ppb]	280.000	790	288	0	10	unbekannt
Derzeitige jährliche Steigerungsrate [%]	0,5 %	0,9 %	0,3 %	4 %	0,5 – 2,0 %	unbekannt
Relativer Beitrag zum anthropogen verursachten Treibhauseffekt	60 %	15 %	5 %	12 %	8 %	unbekannt

¹⁾ nördliche Hemisphäre

Weltweit erhobene klimarelevante Daten dienen als Grundlage für die Konstruktion und Validierung verschiedener Typen an interdisziplinär entwickelten Klimamodellen, deren komplexeste Form zur Zeit die "general circulation models" (GCM) sind. Aufgrund der Komplexität der Atmosphäre und der z.T. unvollständigen Datensätze wurde bisher noch kein einheitlich anerkanntes Modell entwickelt. Trotzdem wurden verschiedene Szenarien zur Abschätzung

der zukünftigen Klimaentwicklung durchgerechnet. Bei einer Verdopplung der aktuellen CO₂ – Konzentration wurde im Mittel von 108 Einzelberechnungen aus den Jahren 1980 bis 1995 eine mittlere Temperaturerhöhung von 2,62 °C modelliert (KACHOLIA UND RECK, 1997). Das wissenschaftliche Gremium des International Panel on Climate Change (IPCC) geht davon aus, dass bis zum Jahr 2100 ein mittlerer Temperaturanstieg von 2,0 °C ("best estimate" –Szenario IS92a) möglich und die anthropogen verursachte Erwärmung der Erdatmosphäre bereits jetzt wissenschaftlich belegbar ist (HOUGHTON *et al.*, 1996).

Wesentliche Bestandteile der prognostizierten Klimaveränderung sind:

- Globale Temperaturerhöhung (verursacht durch Treibhausgase) bei starker regionaler Variabilität
- Zunahme der UV-B Strahlung (Zerstörung der Ozonschicht)
- Zunahme von Klimaextremen, wie Wirbelstürmen, Temperaturextremen, Dürren
- Veränderung der Niederschlagsmuster
- Anstieg des Meeresspiegels (Abschmelzen der Polkappen, Wärmeausdehnung)
- Zunahme der CO₂ – Konzentration (Verdopplung bis zum Jahr 2100 laut IPCC)
- Zunahme troposphärischer O₃ – Konzentrationen (regionale Variabilität)

Neben der Funktion von CO₂ als klimawirksames Gas und der damit verknüpften indirekten Wirkungen interessiert seine Rolle im globalen Kohlenstoffkreislauf und als Baustein bei der Biomassebildung (siehe z.B. DRAKE *et al.*, 1997). Schon in den 70 / 80er Jahren entstanden Arbeiten zur näheren Charakterisierung der Wirkung der prognostizierten Klimaänderung auf das Pflanzenwachstum und der weltweiten landwirtschaftlichen Produktivität (siehe Übersichtsartikel von z.B. IDSO UND IDSO (1994) oder das Buch von KÖRNER UND BAZZAZ (1996). Allein für die CO₂ –Wirkung auf Vegetation und Ökosysteme wurden 2700 Veröffentlichungen der Jahre 1980-1999 zusammengestellt (JONES UND CURTIS, 1999). Generelle Aussagen zur Wirkung erhöhter CO₂ – und O₃ – Konzentrationen auf Pflanzen fasst Tab. 1.2 zusammen und werden in den folgenden Abschnitten detailliert beschrieben.

Schwachpunkte vieler Untersuchungen sind das Fehlen multifaktorieller Versuchsansätze und die artifiziellen Randbedingungen der Experimente (KÖRNER, 2000). Die C3 – Pflanze Weizen (*Triticum spp*) ist mit 32 % der Weltanbaufläche und 29 % der Welterntemenge für Getreide die wichtigste Getreideart der Welt (Daten für 1986; FRANKE, 1989). Ein umfassendes Verständnis der Auswirkungen der Spurengaserhöhungen unter verschiedenen Wachstumsbedingungen auf Kohlenstoffhaushalt und Ertragsbildung von Weizen ist Basis für Prognosen zukünftiger Erträge.

Zur Erzeugung geeigneter Datensätze als Grundlage für Modellierung und Folgenabschätzung wurde deshalb auf europäischer Ebene das Verbundforschungsprojekt ESPACE-Wheat initiiert und durchgeführt (Zielsetzungen: HERTSTEIN *et al.*, 1996; wichtigste Ergebnisse: BENDER *et al.*, 1998). Schwerpunkt der ESPACE-Wheat - Experimente waren auf Ebene der Klimavariablen erhöhte CO₂ – und O₃-Konzentrationen, sowie die Faktoren Wasser- und Nährstoffversorgung.

Tab. 1.2

Übersicht der Einzelwirkungen erhöhter CO₂- und Ozon-Konzentrationen auf landwirtschaftliche Nutzpflanzen. Tabelle nach KRUPA UND KICKERT (1993) und KRUPA (1997), verändert.

Parameter	Pflanzenreaktion auf Änderung der Umweltfaktoren	
	CO ₂ – Verdopplung	Erhöhte bodennahe O ₃ - Konzentrationen
Photosynthese	C3 Pflanzen steigern bis 100 %, C4 Pflanzen zeigen geringe Reaktion	Abnahme bei vielen Pflanzen
Stomatäre Leitfähigkeit	Abnahme in C3 und C4 Pflanzen	Abnahme bei sensitiven Arten und Sorten
Wasserausnutzungseffizienz (WUE)	Zunahme in C3 und C4 Pflanzen	Abnahme bei sensitiven Pflanzen
Blattfläche	Steigerung bei C3 Pflanzen größer als bei C4 Pflanzen	Abnahme bei sensitiven Pflanzen
Spezifisches Blattgewicht	Zunahme	Zunahme bei sensitiven Pflanzen
Alterungsrate	Beschleunigung	Verringerung
Blüte	Blüte früher	Verringerung der Anzahl und der Masse fertiler Verbreitungseinheiten bei verzögerter Fruchtbildung
Bildung von Trockenmasse und Ertrag	Annähernd Verdopplung bei C3 Pflanzen, geringer Effekt bei C4 Pflanzen	Abnahme bei vielen Pflanzen
Trockenstress	Geringere Trockenstressempfindlichkeit	Geringere Sensitivität zu Ozon
Nährstoffmangel	Geringere Reaktion auf erhöhtes CO ₂	Erhöhte Anfälligkeit gegenüber Ozon

1.2.2 Wirkung erhöhter atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen auf Weizen

1.2.2.1 Photosynthese

Grundlage des Pflanzenwachstums ist die Bereitstellung von Energie und C-Bausteinen durch die vom Licht angetriebene Photosynthese. Zahlreiche weitere Umweltfaktoren wie CO₂–Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit, Temperatur und Luftschadstoffe sowie die Nutzung der Triosephosphate modifizieren die Photosyntheseleistung und das Pflanzenwachstum (LAWLOR, 1995; FARQUHAR UND SHARKEY, 1982). Durch die Photorespiration wird die Assimilationsrate bei Standardbedingungen (21 % O₂, 350 ppm CO₂) um 40 % erniedrigt (CONROY *et al.*, 1994). Erhöhte CO₂ – Konzentrationen und / oder erniedrigte O₂ – Konzentrationen drängen die Photorespiration zurück, dadurch kommt es zu einer Verbesserung der Ausnutzung der Ressourcen Wasser, Lichtenergie und Nährstoffversorgung. Auf Einzelpflanzenebene wurde bei einer CO₂ – Verdopplung im Mittel von 77 Studien an 21 Arten ein Anstieg des von der Assimilationsrate abhängigen Stärkepools im Blatt um 162% gefunden. Die Saccharosegehalte wurden im Mittel von 38 Studien an 9 Arten um 60% erhöht (DRAKE *et al.*, 1997).

Dauer (Tageslänge) und Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR: 400-700 nm) sind entscheidende Faktoren für die Ertragsbildung von Getreide. Schattierungsversuche an Gerstenpflanzen konnten die unterschiedlich starke Bedeutung der PAR für die Ertragsbildung während definierter Entwicklungsphasen nachweisen. So wurden bei auf zeitweise 60 % Lichtstärke schattierten Gerstenbeständen 5 - 45 %ige Ertragseinbußen ermittelt. Die stärksten Effekte durch verringerte Lichtstärke wurden während der Kornfüllung gefunden (GRASHOFF UND DANTUONO, 1997). Bei Schattierungsexperimenten mit Winterweizen identifizierten MITCHELL *et al.* (1996) die Anthese als die sensitivste Phase der Pflanzenentwicklung im Sinne einer negativen Wirkung verminderter Einstrahlung auf die Ertragsbildung. Erhöhte CO₂ – Konzentrationen verbessern die Strahlungsausnutzungseffizienz (RUE für Radiation Use Efficiency = gebildete Biomasse / absorbierte Strahlung) bei Weizen (MANDERSCHIED UND WEIGEL, 1997; BURKART, 1998). Der positive CO₂ – Effekt auf die Biomassebildung steigt bei höheren Lichtstärken aufgrund erhöhter Photosyntheseraten nach den Modellvorstellungen von MITCHELL *et al.* (1996) an. DRAKE *et al.* (1997) dagegen argumentieren, dass gerade bei Schwachlichtbedingungen wegen des niedrigeren Lichtkompensationspunktes der positive CO₂ – Effekt auf die Photosyntheserate größer ist.

Die Photosyntheserate der meisten C3-Pflanzen - wie Weizen- weist ein breites Optimum zwischen 20 und 30 °C auf, während Temperaturen oberhalb von 30 – 35 °C im Allgemeinen zu einer drastischen Reduktion und oberhalb von 40 – 50 °C zum Stillstand der C3-Photosynthese führen (LARCHER, 1994). CONROY *et al.* (1994) führen aus, dass die optimale Temperatur für die Photosynthese bei Weizen bei 25 °C liegt, die optimale (Durchschnitts-) Temperatur für eine hohe Ertragsbildung liegt dagegen zwischen 15 – 20 °C, also um 5 – 10 °C darunter. BATTS *et al.* (1997, 1998b) stellten in Folientunnelexperimenten mit Winterweizen starke Sortenunterschiede in der Reaktion der Pflanzen auf verschiedene Temperaturen und CO₂ – Konzentrationen fest.

KOBZA UND EDWARDS (1987) wiesen für Weizen eine verringerte Aktivierung der Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (RubisCO) bei Temperaturen oberhalb 25 °C nach. Das Verhältnis von Carboxylierung zu Oxygenierung der RubisCO sinkt mit steigender Temperatur (JORDAN UND OEGREN, 1984). Die Photorespiration wird also durch Wärme begünstigt, außerdem wird die Dunkelatmung und die Senkenaktivität im Verhältnis zur Quellenaktivität durch Wärme gesteigert (BOWES *et al.*, 1996; DRAKE *et al.*, 1997). Die erhöhte interzelluläre CO₂ - Konzentration bewirkt eine positive Wechselwirkung von CO₂ * Temperatur auf die Netto-Photosyntheserate (P_n). Bei Kombination von erhöhten CO₂ – Konzentrationen, hoher Einstrahlung und niedrigen Temperaturen ist eine negative Rückkopplung (Limitierung der Triosephosphat-Verwendung durch Assimilatstau) der Photosynthese durch Herunterregulierung der RubisCO-Aktivität möglich (KOBZA UND EDWARDS, 1987; BURKART, 1998).

Aufgrund der widersprüchlichen Befunde stellt sich damit die Frage, welche Interaktion zwischen Strahlung, Temperatur und CO₂ – Konzentration bei der für das ESPACE-Wheat Projekt ausgesuchten Weizensorte besteht, zumal eine globale Temperaturerhöhung Faktor der prognostizierten Klimaänderung ist. Durch WSC-Bestimmungen an unter kontrollierten Bedingungen exponierten Weizenpflanzen wurde dies in der vorliegenden Arbeit untersucht.

Akklimatisation der Photosynthese

Die Stimulation der Photosynthese durch ein erhöhtes CO_2 – Angebot kann in eine kurzfristige und eine langfristige Reaktion unterteilt werden. Die Reaktion von Blatt- und Bestandesphotosynthese bei Langzeit-Begasungen mit erhöhten CO_2 – Konzentrationen kann deutlich von kurzfristigen Reaktionen abweichen: Im Mittel der von CURE UND ACOCK (1986) zusammengefassten Experimente mit bei 350 ppm und 700 ppm CO_2 angezogenen Pflanzen sank bei Weizen die anfängliche Stimulation der Nettophotosyntheserate (Pn) von 41 % auf 27 % nach wenigen Wochen. Dieser Abfall der Pn nach langanhaltender Exposition mit hohen CO_2 – Konzentrationen wird als negative photosynthetische Akklimatisation bezeichnet und ist mit einem Rückgang der RubisCO – Gehalte verknüpft.

Hintergrund dieses Akklimatisationsphänomens ist die wirtschaftlichste Verwendung der zur Verfügung stehenden Ressourcen wie Licht, CO_2 , Wasser und Mineralsalze zur Optimierung von Wachstum und Reproduktion unter den vorherrschenden Umweltbedingungen. Insbesondere der Stickstoffhaushalt wird durch den Abbau an Photosynthesekapazitäten bei erhöhten CO_2 – Konzentrationen optimiert (SAGE, 1994). REINING (1994) fasst die am häufigsten genannten Hypothesen zu den physiologischen Ursachen der photosynthetischen Akklimatisation zusammen:

- 1) verringerte stomatare Leitfähigkeiten und damit geringere interne CO_2 – Konzentrationen (C_i). Wird (C_i) bei Außenkonzentrationen von 700 ppm (C_a) soweit verringert, daß sie unterhalb jener bei $C_a = 350$ ppm liegt? Normalerweise ist das Verhältnis C_i / C_a konstant bei 0,7 Einheiten.
- 2) Akkumulation von Stärke bzw. Kohlenhydraten mit negativer Feedback-Wirkung auf den Photosyntheseapparat
- 3) verringerte Gehalte und / oder Aktivitäten der RubisCO (kann auch Folge von 2) sein)

Bestimmungen der Photosyntheseraten an zwei Weizensorten bei normalen und erhöhten (650 ppm CO_2) CO_2 – Konzentrationen in Open-Top Kammern (OTC) ergaben sortenabhängige negative Akklimatisationen der Photosyntheseraten von Fahnenblättern während der Kornfüllung bei erhöhten CO_2 – Konzentrationen (SHARMA-NATU *et al.*, 1997). Die Sorte mit den größeren Senkenstärke wies dabei geringere Zuckergehalte im Blatt und geringere Rückgänge der Pn bei 650 ppm CO_2 auf als die senkenschwächere Sorte, was die Autoren als Hinweis auf eine Endprodukthemmung interpretierten. Die individuelle Reaktion einer Pflanze auf ein erhöhtes CO_2 – Angebot im Sinne einer Akklimatisation ist also vermutlich von der Senkenstärke abhängig (siehe STITT, 1991). Auch SICHER UND BUNCE (1997) berichten von einer mit einem Verlust an RubisCO korrelierten negativen photosynthetischen Akklimatisation bei CO_2 – Anreicherung von Weizen und Gerste, bei unveränderten Konzentrationen an wasserlöslichen Kohlenhydraten. Bei einer Freiland- CO_2 Begasung (FACE) von Sommerweizen mit 550 ppm CO_2 konnte allerdings keine eindeutige Feedback-Limitierung der Photosynthese festgestellt werden (LONG *et al.*, 1995). Eine photosynthetische Akklimatisation, hier definiert als Rückgang der maximalen RubisCO – Sättigungsrate in vivo, konnte bei erhöhten CO_2 – Konzentrationen nicht im Fahnenblatt, aber in den älteren schattierten Blättern ermittelt werden (OSBORNE *et al.*, 1998).

Die vorliegende Arbeit untersucht den potentiellen Beitrag einer Kohlenhydratakkumulation im Blattgewebe an einer möglichen negativen CO_2 -Akklimatisation. An den Versuchsbeständen durchgeführte Gaswechselbestimmungen wurden an anderer Stelle in Hinblick auf die CO_2 – Akklimatisation ausgewertet (siehe BURKART, 1998).

1.2.2.2 C-Allokation, Speicherformen von Kohlenhydraten

Quellen (im folgenden auch source genannt) für assimilierten Kohlenstoff können sowohl die photosynthetisch aktiven Pflanzenteile sein als auch Zwischenspeicher (Halmgewebe). Senken (im folgenden auch sinks genannt) sind definiert als intermediäre Speicher (z.B. Halmgewebe) oder Endspeicher (Korn) wie auch alles wachsende und atmende Gewebe ohne aktuellen Zugang zur Energieversorgung durch die Photosynthese. Pflanzenorgane können im Laufe der Ontogenie ihren Status als Quelle oder Senke von Assimilaten ändern. So sind junge Blätter zunächst in der Bilanz Senken, geben später aber bis zum Absterben Photosyntheseprodukte ab (vergl. Tab. 1.3). Die Versorgung der Senken mit den notwendigen Assimilaten erfolgt nach dem Prinzip des geringsten Aufwands in der Regel durch die nächstgelegenen Quellen (WARDLAW, 1990).

Tab. 1.3

Vereinfachte Darstellung der Quellen (Q)- und Senken (S) -Eigenschaften für C-Assimilate im Verlauf der Ontogenie bei Weizen.

Pflanzenorgan	Bis GS30	Bis GS65	Kornfüllung	GS92
Blatt nicht ausgewachsen	S > Q	S > Q	-	-
Blatt ausgewachsen	Q > S	Q > S	Q > S	S
Halm	-	S > Q	Q > S	Q > S
Wurzel	S	S	S	S
Ähre	-	S > Q	S > Q	S

Bei der Verlagerung des assimilierten C in der Pflanze wird zwischen Allokation (kurzfristige Prozesse im photosynthetisch aktiven Gewebe) und langfristiger Verteilung ("partitioning") auf die verschiedenen Senken unterschieden (GEIGER UND FONDY, 1991). Die C-Verlagerung zwischen source und sink, also das partitioning, erfolgt in Form von nichtreduzierenden Zuckern (bei Weizen: Saccharose) über das Phloem. Die Druck-Fluss-Hypothese ist als wahrscheinlichster Mechanismus des Phloem-Transports allgemein akzeptiert. Der passiv ablaufende Transport von Metaboliten wird reguliert durch die aktiven Ein- und Ausschleusungsprozesse an den Quellen und Senken, wobei die Translokationsraten sowohl von der Senken- als auch Quellenaktivität bestimmt sein können (VAN BEL, 1992; AMMERLAAN UND VISSER, 1993). Der durch Anzahl und Durchmesser der Siebröhren begrenzte Phloemtransport wird nicht als begrenzend für Quellen- und Senkenaktivität angesehen, zumal ein Feed-Forward-Effekt der Senken auf die Ausbildung des Phloemgewebes angenommen wird (WARDLAW, 1990; EVANS UND WARDLAW, 1996). Das Einschleusen von Saccharose ins Phloem erfolgt als energieverbrauchender und pH-abhängiger Symport mit Protonen über einen in den Siebröhrenmembran lokalisierten Carrier (MITRA *et al.*, 1993).

Im Tag/Nacht Rhythmus kommt es zu signifikanten Schwankungen der Kohlenhydratkonzentration im Quellengewebe. Bei vielen Pflanzen dient Stärke als kurzfristiger Speicher im Assimilationsgewebe. Weizen akkumuliert neben plastidärer Stärke auch cytosolische Saccharose und kann Fruktane in der Vakuole zwischenspeichern (BANCAL UND GAUDILLERE, 1989). Durch diese Zwischenlagerung des assimilierten C im Quellengewebe während der Lichtphase ist ein kontinuierlicher Abtransport der Assimilate aus dem Quellengewebe zu den Senken gewährleistet. Der Weizenhalm dient als mittelfristiger Zwischenspeicher von Assimilaten; die Akkumulation wasserlöslicher Kohlenhydrate kann über 40 % der Halmmasse ausmachen (EVANS UND WARDLAW, 1996). Durch die Akkumulation im Halm können während Zeiten hoher Quellenaktivität gebildete Assimilate bei ungünstigen Lichtbedingungen oder z.B. bei Trockenstress im hohen Maße zur Kornfüllung beitragen. Temporäre Un-

gleichgewichte zwischen Quellen- und Senkenaktivität werden durch die Halmreserven abgepuffert (WARDLAW, 1990).

Die Quellenstärke ist Ausdruck der Photosynthesekapazität und damit bei optimalen Bedingungen im wesentlichen von der Strahlung und der CO₂ – Konzentration abhängig. Zu bestimmten Wuchsstadien hat die Quellenstärke entscheidenden Einfluss auf die Bildung von Senken. Dieser Feed-Forward-Effekt wird beim Weizen z. B. bei der Anlage der Seitentriebe während der Bestockungsphase deutlich. Außerdem ist die Quellenstärke in der Woche nach der Anthese im Rahmen der genetischen Grundbedingungen verantwortlich für die Festlegung der Kornzahl und der Anlage der Endospermzellen und setzt damit die Obergrenze zweier wichtiger Ertragskomponenten von Weizen (EVANS UND WARDLAW, 1996).

Basis der Senkenstärke eines Organs ist die Fähigkeit, die Assimilatkonzentration im angeschlossenen Phloemgewebe effektiv zu senken und damit einen vorteilhaften Gradienten zwischen Quellen und der spezifischen Senke zu schaffen. Beim Weizenkorn ist demnach neben der Anlage genügender Endospermzellen die schnelle räumliche (aktiver Transport) oder biochemische Trennung (Stärkesynthese) der über das Phloem angelieferten Saccharose entscheidend für eine effektive Kornfüllung (vergl. WARDLAW, 1990). Höhere Einlagerungsraten sind bedeutender für eine optimale Kornfüllung als lange Füllzeiten (SIMMONS *et al.*, 1982). Im allgemeinen ist die Konkurrenzkraft einer Senke um Assimilate um so größer je größer das betreffende Organ ist und je näher es an der Quelle lokalisiert ist. Die Photosyntheserate, also die Quellenstärke, wird von der Senkenkapazität reguliert. Dieser Feedback-Effekt wird bei Weizen z. B. deutlich bei ontogenetisch bedingten Schwankungen der Senkenstärke der Ähre nach der Anthese und bei der im Klimakammerversuch auftretenden Endprodukt-Hemmung der Photosynthese (EVANS UND WARDLAW, 1996; MORCUENDE *et al.*, 1996). EVANS UND WARDLAW (1996) sehen in ihrem Übersichtsartikel nach den vorliegenden Befunden z.B. von SNYDER *et al.* (1993) für Weizen unter Freilandbedingungen die Ertragsbildung eher Senken- als Quellen-limitiert.

Ein Großteil der Studien über die Kohlenhydratakkumulation unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen im Blattgewebe erfolgte bisher an stärkeakkumulierenden Pflanzen, FARRAR UND WILLIAMS (1991) mahnen deshalb Forschungsbedarf über die Wirkung von Hoch-CO₂ an Saccharose- und Fruktan-akkumulierenden Pflanzen an.

Die zentrale Fragestellung der vorliegenden Arbeit zielt auf die Quellen- und / oder Senken-Limitierung bei Wachstum und Ertragsbildung von Weizen ab. Dazu wurden im Tagesgang und im Ontogenieverlauf Gehaltsbestimmungen der WSC mit Schwerpunkt auf die Halmreserven durchgeführt. Zudem wurde durch Manipulation der Quellen und Senken die Dynamik der source-sink-Beziehungen der ausgewählten Weizensorte ermittelt.

Speicherformen von Kohlenhydraten

Kohlenhydrate werden in Weizen in Form von Stärke, Fruktanen oder Saccharose gespeichert. Im Tag/Nacht Zyklus speichert photosynthetisch aktives Gewebe die gebildeten Assimilate vornehmlich in der Vakuole als Saccharose. Fruktane sind im vegetativen Gewebe die langfristige Speicherform, sie spielen bis drei Wochen nach der Anthese eine wesentliche Rolle durch ihre Akkumulation in den Zellvakuolen von Internodien und Blattscheiden, also bei der Bildung der Halmreserven (SCHNYDER, 1993). Im Endosperm des wachsenden Korns beträgt der Anteil der Fruktane an den Gesamt-WSC (wasserlösliche Kohlenhydrate ohne Stärke) bis zu 67 % (SCHNYDER *et al.*, 1989). Im reifen Korn ist die im Endosperm lokalisierte Stärke mit 58,5 % des Frischgewichts die Hauptspeicherform von Kohlenhydraten

während Fruktane nur 1-2 % der Kornmasse ausmachen (SOUCI *et al.*, 1986; POLLOCK *et al.*, 1996).

Saccharose hat neben seiner Bedeutung als Energieeinheit, Gerüstbaustein und Transportmetabolit eine zentrale Kontrollfunktion im Metabolismus der Pflanze, und zwar auf Ebene der Genexpression (FARRAR, 1991). Die Saccharosephosphat-Synthase (SPS) wiederum hat eine Schlüsselfunktion im Saccharosestoffwechsel (siehe z.B. SICHER, (1993). Der "transitorische" Stärkemetabolismus im Quellengewebe von Weizen spielt nur eine untergeordnete Rolle, da im Gegensatz zu Pflanzen ohne Fruktanmetabolismus (wie z. B. Baumwolle; HENDRIX UND GRANGE, 1991) nur geringe Stärkegehalte in Weizenblättern gefunden werden. Die diurnale Speicherung von Stärke im Chloroplasten ist also gegenüber dem Tagesgang von Saccharose unbedeutend (SCHNYDER, 1993), kann aber z. B. bei Pilzbefall gesteigert werden (WRIGHT *et al.*, 1995; FARRAR, 1991). Auch im Halm wurden von SCHNYDER *et al.* (1990) nur geringe Stärkekonzentrationen gefunden ($< 5 \text{ mg / g}$ Trockenmasse). Die Stärkeakkumulation in den Amyloplasten der Körner, also im generativen Senkengewebe ist dagegen von entscheidender Bedeutung für die Reproduktionsfähigkeit der Pflanze.

Etwa 15 % der Angiospermen verwenden Fruktane als Speicherform von Kohlenhydraten (HENDRY, 1993). Fruktane sind Oligomere oder Polymere von Fruktose (Definition: siehe FRENCH, 1989) und werden häufig als Erweiterung des Saccharosepools angesehen (siehe z.B. CAIRNS *et al.*, 1991). Die phylogenetische Entwicklung des Fruktanstoffwechsels als Alternative zur Speicherung von Glucosepolymeren (Stärke) erfolgte vermutlich aufgrund der Vorteile dieses Stoffwechselweges bei der Osmoregulation unter Trockenstressbedingungen (HENDRY, 1993). Von Weizen und Gerste synthetisierte Fruktane sind hochverzweigte Moleküle mit (2 \rightarrow 1)- und (2 \rightarrow 6)-verknüpften Fructosyleinheiten (BANCAL *et al.*, 1991).

Inwieweit sich die Speicherform der Kohlenhydrate bei durch erhöhte CO₂-Konzentrationen veränderten Quellen / Senkenstärken ändert, wurde bislang nicht detailliert untersucht. Der Fruktanstoffwechsel wurde in der vorliegenden Arbeit über Gehaltsbestimmungen der WSC-Fractionen analysiert.

1.2.2.3 Wachstum

Als einjährige Pflanze mit determiniertem Wachstum folgt der Wachstumsverlauf der Weizenpflanze charakteristischen Entwicklungsstadien. Die international verbindliche Eucarpia-Skala (EC-Skala der European Association for Research on Plant Breeding, Europäische Gesellschaft für Züchtungsforschung) besteht aus zwei Ziffern. Sie gründet sich auf die Darstellung von ZADOKS *et al.* (1974) und wurde von der BIOLOGISCHEN BUNDESANSTALT (1979) mit den vorher in Deutschland verwendeten Skalen nach Feekes und der BBA verglichen (siehe auch DLG, 1981). Im folgenden Text werden die Wuchsstadien nach der auf der Eucarpia-Skala basierenden Darstellung der Wuchsstadien (WS) von TOTTMAN UND BROAD (1987) bezeichnet. Die Entwicklung der Weizenpflanze wird in 10 Abschnitte eingeteilt: Keimung, Jugendphase, Bestockung, Schossen, Ährenscheiden, Ährenschieben, Blüte, Milchreife, Teigreife und Endreife. Das Phyllochron, also die Zeit zwischen dem Erscheinen neuer Blätter, ist sortenspezifisch und temperaturabhängig (PORTER, 1984; BOONE *et al.*, 1990). Die Wirkung erhöhter Temperaturen auf die Pflanzenentwicklung ist durch ein schnelleres Durchlaufen der Wachstumsphasen gekennzeichnet. Die Verringerung der Periode aktiver Photosynthese führt letztendlich zu reduzierten Erträgen (RAWSON, 1992, WHEELER *et al.*, 1996a).

Ein beschleunigtes Wachstum und eine verfrühte Seneszenz sind neben der erhöhten Biomassebildung die deutlichsten Reaktionen von Weizen auf erhöhte CO₂ – Konzentrationen. So fanden SIONIT *et al.* (1980) im Klimakammerversuch bei einer CO₂ Anreicherung auf 1000 ppm (gegenüber 350 ppm) eine um 3 Tage verfrühte Anthese und eine um 4 Tage früher eintretende Blattseneszenz bei Sommerweizen. Bei niedrigeren CO₂ – Anreicherungen wurden von SLAFER UND RAWSON (1997) dagegen keine signifikanten Effekte erhöhter CO₂ – Konzentrationen (720 ppm) auf das Phyllochron und die endgültige Blattzahl bei je einer Winter- und Sommerweizensorte im Klimakammerversuch gefunden. Auch beim FACE-Experiment in Maricopa wurde bei 550 ppm CO₂ gegenüber 350 ppm CO₂ eine nur um 1-2 Tage früher einsetzende Blüte beobachtet (NIE *et al.*, 1995b).

Eine ausführliche Literaturübersicht von CURE UND ACOCK (1986) ergab für Weizen bei einer CO₂ – Verdopplung eine durchschnittliche Erhöhung der Biomasse um +31 % (23 Einzeluntersuchungen) und eine Ertragssteigerung um +35 % (17 Untersuchungen). Die positive Wirkung erhöhter CO₂ – Konzentrationen auf den Ertrag (15 – 55 % Steigerung bei CO₂ – Verdopplung) nach einer jüngeren Literaturübersicht von WHEELER *et al.* (1996b) beruht im wesentlichen auf das gesteigerte Überleben von Nebentrieben in den drei Wochen vor der Anthese und ist sortenabhängig (RAWSON, 1992). Das FACE Experiment in Maricopa ergab für 550 ppm CO₂ eine maximale Biomassesteigerung von Sommerweizen um +20 % (entwicklungsabhängig) und eine Ertragssteigerung um + 8 % in Beziehung zu 370 ppm CO₂ (KIMBALL *et al.*, 1995). Veränderungen im Verhältnis von oberirdischer zu unterirdischer Biomasse unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen wurden dokumentiert, die Analyse von ROGERS *et al.*, (1996) ergab für Weizen im Mittel von 41 Untersuchungen einen Anstieg des Wurzel / Spross Verhältnisses um +0,4 % bei einer Schwankungsbreite der Einzelergebnisse von -64,2 % bis +60,8 %.

Die Wirkung erhöhter atmosphärischer CO₂ –Konzentrationen auf den Wachstumsverlauf von Weizen ist neben den Kulturbedingungen sortenspezifisch. Zur Einschätzung des Effekts von erhöhten CO₂ – Konzentrationen auf das Wachstum der ausgewählten Weizensorte wurden in der vorliegenden Arbeit das Phyllochron, die Biomassen der Organe und die Chlorophyllgehalte (zur Seneszenzbestimmung) im Wachstumsverlauf ermittelt.

1.2.2.4 Ertragsbildung

Für den Flächenertrag sind die Ährenzahl pro Flächeneinheit (Bestandesdichte), die Kornzahl je Ähre (zusammengesetzt aus Anzahl der Ährchen pro Ähre sowie Anzahl fertiler Blüten pro Ährchen) und das Karyopsengewicht bzw. Tausendkorngewicht (TKG) entscheidend (GEISLER, 1983). Die Ährenzahl ergibt sich aus der Anzahl überlebender (Seiten-)Triebe zwischen Bestockungsende und Blüte, die Kornzahl pro Ähre wird mit Abschluss der Anthese und das TKG während der Kornfüllung festgelegt, wobei die vorentscheidende Anzahl der Endospermzellen in den ersten beiden Wochen nach der Anthese bestimmt wird (BROCKLEHURST, 1977; EVANS UND WARDLAW, 1996).

Neben Verbesserungen der Anbau- und Erntemethodik und der Entwicklung von Hochleistungssorten hat der steigende CO₂ – Gehalt einen relevanten Anteil an der Ertragssteigerung von Getreide (FISCHBECK, 1993). So schätzen MANDERSCHIED UND WEIGEL (1995) für den Zeitraum 1970 – 1990 den ertragssteigernden Anteil erhöhter CO₂ –Konzentrationen auf einem Viertel bis zur Hälfte des gesteigerten Hektarertrags von Sommergetreide. Versuche mit historischen (275 ppm CO₂) und derzeitigen (350 ppm CO₂) CO₂ – Konzentrationen ergaben für zwei amerikanische Sommerweizensorten im Mittel eine Ertragssteigerung von

54 % (MAYEUX *et al.*, 1997). Strategien der letzten Jahrzehnte zielten auf eine hohe Ertragsleistung, eine hohe Ertragssicherheit sowie guten Verarbeitungs- und Verwertungseigenschaften ab (DLG, 1981). Im Rahmen der Entwicklung von Hochleistungssorten stiegen der "Harvest Index" (HI, also das Korn/Stroh - Verhältnis) und die photosynthetisch aktive Blattfläche bei Verminderung der Gesamtbiomasse, der Wuchshöhe, der Ährenzahl pro Pflanze und letztendlich der Senkenstärke (MANDERSCHIED UND WEIGEL, 1997). KÜBLER (1994) gibt für Sommerweizen Harvest Indices von 0,43 – 0,48 (max. 0,6) an und führt die Steigerung des HI von Weizen neben den züchterischen Verbesserungen auf den Einsatz von Wachstumsregulatoren und Fungiziden sowie auf das gezielt auf die Förderung der Kornzahl/Ähre ausgerichtete N-Angebot zurück.

Es stellt sich also die Frage, wie die Ertragskomponenten der für ESPACE-Wheat verwendeten Weizensorte auf erhöhte CO₂-Konzentrationen reagieren und ob sich der HI ändert. Dies wurde in der vorliegenden Arbeit durch Ertragsanalysen bestimmt.

1.2.2.5 Wechselwirkung mit anderen Umweltfaktoren

Wasserversorgung

Beeinträchtigungen der optimalen Wasserversorgung beeinflussen das Pflanzenwachstum in komplexer Form. Zu hohe Vernässungsgrade des Bodensubstrates beeinträchtigen den Gasaustausch im Wurzelbereich und führen wegen der Sauerstofflimitierung bei Weizen zur Stimulierung eines verstärkten Substratverbrauchs (Pasteur-Effekt) und damit zu wachstumslimitierenden Stresssituationen (CRAWFORD, 1992; ALBRECHT *et al.*, 1993; HUANG UND JOHNSON, 1995).

Zu geringe Bodenfeuchten wirken als Trockenstress auf die Pflanzenentwicklung und bewirken neben verringerten Biomassen z.T. drastische Ertragseinbußen (BIDINGER *et al.*, 1977; HAMADA, 1996). Häufig kommt es durch Trockenstress zu einem schnelleren Durchlaufen der Wachstumsphasen bis hin zu einer Notreife. Die Aufrechterhaltung eines zellphysiologisch optimalen Wassergehaltes, der Funktionsfähigkeit der Transportströme (Xylem und Phloem) und der Nährstoffversorgung ist unmittelbar vom Bodenwassergehalt abhängig. Diurnale Schwankungen des Wassergehaltes der Pflanze und Veränderungen im Laufe der Ontogenie sind Ausdruck physiologischer Aktivitäten in Wechselwirkung mit Umweltfaktoren, wobei osmotische Anpassungen durch Akkumulation löslicher Substanzen die Aufrechterhaltung von Potentialgradienten gewährleisten (vergl. HÖKE, 1995). Wurzelkörper und Stomata sind die für den Wasserhaushalt der (Weizen)pflanze relevanten regulierbaren Pflanzenorgane. Eine Verdopplung der atmosphärischen CO₂ – Konzentrationen führt auf Blattebene zu einer um 30 – 60 % verminderten stomatären Leitfähigkeit und damit zu geringeren Evapotranspirationsraten (BOWES, 1993). Neben einer Regulierung der Stomataöffnung wurden anhand von Herbarmaterialien mit zunehmenden CO₂ – Konzentrationen verminderte Stomatadichten gefunden (WOODWARD, 1987; ALLEN, 1990). Der auf Blattebene verminderte Wasserverbrauch und die damit verknüpfte Erhöhung der Wasser-Ausnutzungs-Effizienz (WUE für Water Use Efficiency = gebildete Biomasse / verbrauchte Wassermenge) kann durch erhöhte Blattflächen eines Bestandes kompensiert sein (ALLEN, 1990). Beim FACE-Experiment in Maricopa wurde bei 550 ppm CO₂ eine erhöhte WUE gegenüber 370 ppm CO₂ ermittelt, in Kombination mit Trockenstress war dieser positive Effekt größer (HUNSACKER *et al.*, 1996).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass erhöhte CO₂ – Konzentrationen den Wasserverbrauch insgesamt bei ausreichender Wasserversorgung leicht senkt und bei Trockenstress leicht steigert (vermehrte Wurzelbildung). Die Stimulation von Biomassen und Erträgen sind bei erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentrationen bei Wassermangel größer als bei ausreichender Wasserversorgung. Bislang wurden relativ wenig Studien zur Interaktion von Hoch-CO₂ und Wassermangel unter naturnahen Bedingungen durchgeführt (LAWLOR UND MITCHELL, 2000).

Es ist keine Veröffentlichung bekannt, die den Beitrag der Halmreserven bei der Wechselwirkung von CO₂ * Wasserversorgung experimentell untersucht. Die vorliegende Arbeit untersucht die Wechselwirkung von erhöhten CO₂ – Konzentrationen und Trockenstress auf der Ebene von Wachstums- und Ertragsanalysen, sowie durch WSC-Bestimmungen im Halmgewebe.

Luftschadstoffe

Neben NO_x und SO₂ wurde insbesondere Ozon in zahlreichen Studien als phytotoxisch wirkendes Spurengas identifiziert (KRUPA UND MANNING, 1988; RONECKLES UND CHEVONE, 1992; BENTON *et al.*, 1995) und seine negative Wirkung auf landwirtschaftliche Nutzpflanzen als wirtschaftlich bedeutsam eingestuft (HECK *et al.*, 1988; FUHRER *et al.*, 1989). Weizen wird als relativ ozonempfindlich eingestuft und stellt in Mitteleuropa die mit dieser Eigenschaft ökonomisch relevanteste Nutzpflanze dar (SOMMERVILLE *et al.*, 1989 in SOJA UND SOJA, 1995). Durch O₃ – Wirkung verursachte Schädigungen des Photosyntheseapparates und beschleunigte Blattseneszenz führen einer ertragsmindernd wirkenden (zeitweisen) Limitierung an verfügbaren Assimilaten. Bei Weizen sind dabei die frühen Wuchsstadien besonders empfindlich (SOJA UND SOJA, 1995). Kombinationsexperimente mit erhöhten CO₂ Konzentrationen und Luftschadstoffen sind bisher selten gemacht worden (ALLEN, 1990). Da potentiell phytotoxisch wirkende Gase wie NO_x, SO₂ und O₃ ihre wesentliche Wirkung im Blattgewebe entfalten, geht man davon aus, dass erhöhte CO₂ – Konzentrationen und Trockenstressbedingungen wegen der erniedrigten stomatären Leitfähigkeiten die Schädigung dieser Gase kompensieren können (ALLEN, 1990; HERTSTEIN *et al.*, 1995). Tatsächlich konnten MCKEE *et al.* (1997a) eine kompensatorische Wirkung erhöhter CO₂ – Konzentrationen bei der Biomassebildung ozonbegaster Sommerweizenpflanzen nachweisen, diese Interaktion galt allerdings nicht für den Ertrag.

Für das Verständnis der Wechselwirkung erhöhter O₃ – und CO₂-Konzentrationen ist es also entscheidend, in welcher Wachstumsphasen welche O₃ x CO₂ - Interaktion auftritt. Die Wechselwirkung von erhöhten CO₂- und O₃ – Konzentrationen auf Weizen wurde in der vorliegenden Arbeit auf Ebene von Wachstums- und Ertragsanalysen, sowie auf Ebene der Halmreserven untersucht.

1.2.3 Methoden der Kohlenhydratanalytik

Die Wahl eines geeigneten Extraktionsmittels und des Aufarbeitungsverfahrens für die Kohlenhydratanalytik ist nach der Probenbeschaffenheit und der vorgesehenen Detektion zu treffen. Zahlreiche organische Lösungsmittel wie Methanol, Ethanol oder Chloroform, aber auch starke Laugen oder Säuren werden bei Vorhandensein von Stärke eingesetzt. Pufferlösungen oder reine wässrige Phasen werden dagegen bei Verzicht auf Stärkeanalytik favorisiert (vergl. POLLOCK UND CHATTERTON, 1988; WILLENBRINK *et al.*, 1998). Unangebrachte Lagerungstechniken können die Untersuchungsergebnisse z. B. durch Hydrolyseerscheinungen leicht verfälschen (HENDRIX UND PEELEN, 1987).

Zahlreiche Detektionsmethoden wurden zur Kohlenhydratanalytik entwickelt (CHAPLIN UND KENNEDY, 1986; BANCAL *et al.*, 1993; WILSON *et al.*, 1995). Neben Dünnschichtchromatographie (DC), Gaschromatographie (GC oder GLC) nach vorheriger Derivatisierung der Zucker, spektrometrischen Methoden z. B. mit Hilfe von Anthron (YEMM UND WILLIS, 1954), Phenol/Schwefelsäurereagenz (DUBOIS *et al.*, 1956) oder Enzymen (siehe MCCLEARY UND BLAKENEY, 1999) wird speziell zur Fruktananalytik häufig die HPLC – Technik in Kombination mit der Brechungs-Index-Detektion (RI) angewandt (siehe z.B. WAGNER UND WIEMKEN, 1987 oder CAIRNS UND POLLOCK 1988). Zur Strukturbestimmung unbekannter Fruktane wird die Kopplung von GC und Massenspektrometrie (GCMS) oder auch die "Nuclear Magnetic Resonance Spectroscopy" (NMR) verwendet (FRENCH, 1989; HEINZE UND PRAZNIK, 1991; BANCAL *et al.*, 1993; LIVINGSTON III *et al.*, 1994).

Eine weitere Methode stellt die Nah-Infrarot-Reflexionsspektroskopie (oder NIR) dar. Diese Methode erlaubt die Detektion von definierten Substanzen oder Substanzklassen ohne vorherigen (nassen) Aufschluss, bedarf aber einer eingehenden vorherigen Kalibrierung mit einer anderen (nasschemischen) Methode (NORRIS *et al.*, 1976; BATTEN *et al.*, 1993; MCGRATH *et al.*, 1997). Die fortschrittlichste Detektionsmethode für die Quantifizierung von Fruktanen ist momentan die Kopplung von HPLC mit Anionen-Austausch – Säulen (HPAEC) und gepulster Amperometrie (PAD) (BANCAL *et al.*, 1993; WILSON *et al.*, 1995).

Für die vorliegende Arbeit wurde nach den allgemeinen Grundsätzen für die Methoden-Validierung (siehe MEYER, 1992) eine geeignete HPLC-Methodik für die WSC-Analytik entwickelt und optimiert. Eine einfache, kostengünstige Probenaufbereitung und geringe Probenmengen wurden bei diesem Verfahren berücksichtigt.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial und Anzuchtbedingungen

Die Pflanzenanzuchten erfolgten auf dem Gelände des damaligen Instituts für Produktions- und Ökotoxikologie (seit 01.01.1998 Institut für Agrarökologie) der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft (FAL) in Braunschweig (10°27' O, 52°17' N).

2.1.1 Pflanzenmaterial

Bei allen Experimenten wurde als Saatgut Sommerweizen (*Triticum aestivum* L.) der Sorte Minaret verwendet. Diese Sorte wurde wegen ihrer relativen Unempfindlichkeit im Wuchsverhalten gegenüber der Tageslänge als verbindliches Versuchsobjekt des SPACE-Wheat Projektes ausgewählt (siehe CRAIGON *et al.*, 1995). Das ungebeizte Saatgut wurde für jede Versuchsperiode frisch von der Firma Kweekbedrijf en Zaadhandel Zelder bv, Gennep, Niederlande bezogen.

2.1.2 Anzuchtbedingungen

Die Kammern wurden mit je vier mit der Oberkante zur Bodenoberfläche abschließenden Betonringen (Ø: 100 cm, Fläche: 0,785 m², Höhe: 45 cm, Füllhöhe: 42 cm) versehen. Die Saatlücke betrug 5 Samen/Topf bzw. 300 Körner/Ring (bei 13 cm breiten Reihen und einem Pflanzenabstand von 2,2 cm). Nach dem Auflaufen wurde auf 2 Pflanzen pro Topf (≈ 130 Pflanzen / m² in den Jahren 1994 und 1995), 3 Pflanzen / Topf (≈ 200 Pflanzen / m² in den Jahren 1996 und 1997), bzw. auf ≈ 350 Pflanzen / m² in den Ringen vereinzelt. Schlecht aufgelaufene oder durch Tierfraß / Tieraktivitäten (z.B. Wühltätigkeit von Kaninchen) geschädigte Pflanzen in den Ringen wurden im WS 12-13 ersetzt. Abgesehen von Zwischenernten erfolgte die Pflanzenanzucht im Regelfall bis zur Kornreife. Die Topfversuche 1995 und 1996 dienten für Spezialuntersuchungen zum Tagesgang.

Topf- und Ringdesign

Die weißen einseitig verschlossenen Röhrentöpfe (Ø: 10,5cm, Höhe: 42 cm) wurden zur Minimierung von Temperatureffekten in Betonringe abgesenkt. Für den Topfversuch 1994 (nur Substrat lehmiger Sand: IS) wurden zur Abgrenzung der unterschiedlichen Bewässerungsregimes die Ringe mit einer T-förmigen Holzkonstruktion unterteilt und mit einer stabilen Polyethylenplane ausgelegt. Zur Erhaltung der Bestandesdichte wurden entnommene Töpfe mit im Gewächshaus angezogenen Platzhaltern vergleichbaren Entwicklungsstadiums ersetzt. In den Jahren 1995 und 1996 wurden Bestände und Töpfe mit Schattiergewebe gegen zu hohe seitliche Strahlung geschützt. Für die Versuche mit simulierten Minibeständen wurden die zum Untergrund mit Beton versiegelten Ringe ca. 8 cm hoch mit einer zur Drainage geeigneten Kiesschicht gefüllt, auf welcher das Bodensubstrat weitere ca. 34 cm aufgeschichtet wurde. Zur Be- und Entwässerung, sowie zur Bodenbelüftung wurde ein ringförmiges Drainagerohr in die Kiesschicht eingebettet, welches mit einem bis über die Erdoberfläche reichenden Steigrohr versehen war. Im Jahr 1995 wurden zur Vorbereitung der Wurzelentnahmen direkt im Anschluss an die Aussaat (11.-13.04.95) pro Ring zwei Gazesteifen (25 * 40 cm; Material: Drahtgewebe Körperbindung Polyamid Nr. 360; Fa. Neustädter Drahtweberei & Filtertechnik Spee GmbH, Neustadt, Orla) ca. 35 cm tief versenkt. Diese für Wurzeln undurchdringbaren Stoffbahnen wurden parallel zu den beiden Reihenabschnitten eingefügt, die für die Anthese-Ernte vorgesehen waren und grenzten diesen Wurzelbereich gegen die nicht-beernteten Nachbarreihen ab.

Bodensubstrat, Düngung und Pflanzenschutz

Als Bodensubstrat wurde ein am Standort FAL Braunschweig vorkommender durch geringe Gehalte an organischer Substanz (ca. 1,2 % w/w) charakterisierter lehmiger Sand (IS) verwendet (Bodentyp: Parabraunerde). Dazu wurde in jedem Versuchsjahr die Bodenkrume von einem nah gelegenen Acker (so genanntes Südfeld) in einer Mächtigkeit von ca. 40 cm abgeschoben, durch Sieben vom Bodenskelett (Bestandteile > 2 cm) befreit und zur Homogenisierung des Materials durchmischt. Zur Strukturverbesserung wurde für den Topfversuch 1994 diese Bodenfraktion im Verhältnis 3:1 (v/v) mit Sand gemischt. Die Ermittlung des Düngedarfs erfolgte vor jeder Versuchsperiode anhand der Ergebnisse von Nährstoffanalysen (Tab. 2.1).

Tab. 2.1

Nährstoffgehalte ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$) und pH-Werte des zur Pflanzenanzucht verwendeten Bodensubstrats. Die Nährstoff-Untersuchungen wurden von der LUFA Hameln (1994 und 1995) bzw. vom Chambre d'Agriculture, Pau, Frankreich (1996) durchgeführt und beziehen sich auf pflanzenverfügbare Elementkonzentrationen.

Jahr	pH	P	K	Mg	Cu	Zn	Mn
1994	6,5	28	110	70	n.b.	n.b.	n.b.
1995	6,5	33	230	100	n.b.	n.b.	n.b.
1996	6,6	296	288	171	0,013	0,009	0,144

Düngemengen und Termine wurden in Anlehnung an die landwirtschaftliche Praxis unter Berücksichtigung des eingeschränkten Bodenvolumens festgelegt. Dabei wurde jeweils ein Ausgangsgehalt von 60 kg N ha^{-1} und eine mit 200 kg N ha^{-1} als ausreichend erachtete N-Versorgung zugrunde gelegt (Tab. 2.2). Aufgrund der guten Grundversorgung des Bodensubstrats an P, K, Mg und Spurenelementen erfolgte nur eine geringe zusätzliche Zuführung dieser Elemente als MgSO_4 (zu Ammonium-Harnstoff-Lösung: AHL) oder durch Verwendung von kommerziell erhältlichen Düngerlösungen (Wuxal Basis, Wuxal Super oder CombiMg der Fa. Aglucon, Düsseldorf). Im Jahr 1994 wurde die Düngung in zwei Gaben über das Gießwasser durchgeführt. 1995 und 1996 wurden die Bestände je einmal während der Bestockung, sowie einmal (1995) bzw. zweimal (1996) während des Schossens gedüngt. Für die 2. Substratvariante 1994 und den Topfversuch 1995 (Tagesganguntersuchungen) wurde als Substrat eine vorgedüngte Standarderde auf Torfbasis verwendet (Typ ED73, Gebr. Patzer, Sinntal-Jossa: ca. 40 % organisches Material; $0,3 \text{ g l}^{-1} \text{ P}_2\text{O}_5$; $0,4 \text{ g l}^{-1} \text{ K}_2\text{O}$; $0,4 \text{ g l}^{-1}$ pflanzenverfügbarer Stickstoff sowie ausreichende Mengen an Spurenelementen); Düngegaben 1994: siehe Tab. 2.2, im Jahr 1995 erfolgte keine weitere Düngung dieser Töpfe. Der Topfversuch 1996 wurde an drei Terminen über das Gießwasser gedüngt. Maßnahmen zum Pflanzenschutz erfolgten nach Bedarf gegen Tipuliden, Aphiden und Mehltau.

Bewässerung

Die Pflanzen wurden künstlich mit Leitungswasser bewässert (Mengen siehe Tab. 2.3). Dabei wurde eine ca. 80 %ige Feldkapazität der gut bewässerten Varianten angestrebt. Die Kontrolle des Wasserstatus der Böden erfolgte mit Tensiometern. Nach der Bestockungsphase, also ab dem 1-Knoten-Stadium (WS 31), wurde ein Teil der Versuchspflanzen mit nur 50 % der als optimal erachteten Wassermenge versorgt (Trockenstress-Variante). Zur definierten Bewässerung wurde entweder die Gießmenge mit Messbechern genau abgemessen (Topfversuche) oder ein eigens konstruiertes mit einer Wasseruhr versehenes Gießgerät (für Mini-Bestände) verwendet.

Tab. 2.2

Wuchsstadien, Stickstoffdüngung (N als kg ha⁻¹), Behandlungstermine und Erntetermine der Pflanzenanzuchten in den Jahren 1994-1996. WS: Wuchsstadien nach TOTTMAN UND BROAD (1987); TS: Trockenstressbehandlung; BD: Blattdüngung; GW: Düngung über Gießwasser; NF: Kontrollbehandlung, n.b.: nicht bestimmt; EDKF: Ende der Kornfüllung; IS: lehmiger Sand.

Jahr	1994	1994	1995	1995	1996	1996
Anzucht:	Töpfe	Töpfe	Töpfe	Bestand	Töpfe	Bestand
Substrat:	ED 73	IS	ED 73	LS	IS	IS
Aussaat	05.05.	05.05.	10.04.	10./11. 04.	03.05.	02./0.3 05.
Auflaufen (50%)	11.05.	12.05.	22.04.	22.04.	13.05.	13.05.
1. Düngung	03.06. 100 kg N (GW) ¹⁾	31.05. 100 kg N (GW) ²⁾	-	24.05. 80 kg N (BD) ³⁾	06.06. 100 kg N (GW) ³⁾	03.06. 130 kg N (BD) ³⁾
WS 31	05.06.	05.06.	n.b.	29.05.	n.b.	10.06.
WS 31-Ernte	07.06.	08.06.	-	01.06.	-	12.06.
Start TS	-	05.06.	-	05.06.	-	14.06.
WS 39-Ernte	21.06.	22.06.	-	-	-	-
2. Düngung	24.06. 100 kg N (GW) ¹⁾	23.06. 100 kg N (GW) ¹⁺²⁾	-	15./16.6. 100 kg N (BD) ⁴⁾	21.06. 150 kg N (GW) ²⁾	18.06. 50 kg N (GW) ⁵⁾
3. Düngung	-	-	-	-	27.06. 100kg N (GW) ¹⁾	21.06. 50 kg N (GW) ²⁾
WS 65	n.b.	30.06.	n.b.	23.06.	09.07.	04.07.
WS 65-Ernte	07.-08.07.	04.-06.07.	-	27.06.	-	08.-10.07.
WS 75-Ernte	21.07.	-	-	-	-	-
WS 80-Ernte	26.07.	-	-	-	-	-
EDKF in NF	27.07.	27.07.	n.b.	18.07.	n.b.	01.08.
Endernte	29./30.08.	10./11.08.	-	07.-09.08.	06.09.	20.08.- 05.09.

¹⁾ Wuxal Super ²⁾ CombiMg ³⁾ AHL ⁴⁾ AHL / MgSO₄ ⁵⁾ Wuxal Basis

2.2 Expositionsbedingungen

2.2.1 Open-top Anlage (Freilandkammern)

Die verwendeten Open-top-Kammern (OTC) entsprechen im Wesentlichen dem von MANDL *et al.* (1973) und HEAGLE *et al.* (1973) beschriebenen Typ. Eine detaillierte Beschreibung des ursprünglichen Aufbaus und der Funktionsweise (Ausschluss von bzw. Anreicherung mit O₃, SO₂, und NO₂) der Expositionsanlage findet sich bei WEIGEL UND JÄGER (1988) und MEJER *et al.* (1989), während WEIGEL *et al.* (1992) die Modifikationen zur CO₂-Anreicherung beschreiben. Von der aus 24 Einzelkammern bestehenden Anlage wurden 12 OTC im jeden Versuchsjahr eingesetzt.

Kohlensäure mit einem Reinheitsgrad von 99,95 % (Werksangabe) wird über eine stationäre Tankanlage und eine Steuereinheit als gasförmiges CO₂ dosiert. Die Zudosierungen in die OTC erfolgten ab WS 10 bis mindestens zur Kornreife für jeweils 24 h am Tag. O₃ wird aus getrocknetem, medizinischen Sauerstoff mittels stiller elektrischer Entladung erzeugt. Die Höhe der O₃ -Zudosierung ergab sich aus einem festgelegten Faktor auf die aktuelle Ozonkonzentration in den Kammern ohne O₃ - Zudosierung. Der Faktor hatte in den Jahren

1994 und 1995 den Wert 1,5; im Jahr 1996 wurde der Faktor aufgrund der in den Vorjahren beobachteten geringen O₃ -Wirkung auf die Versuchspflanzen auf 2,0 hochgesetzt.

Jede Kammer ist zur Bestimmung des chemischen Klimas (CO₂, NO₂, NO, O₃ und SO₂) mit einem Gasmesssystem ausgestattet, so dass neben der Regelung der Schadgasdosierung auch eine Bestimmung der tatsächlichen Konzentrationen möglich ist.

Zur Charakterisierung des physikalischen Klimas wurden die Parameter photosynthetisch aktive Strahlung (PAR, im Bereich von 400-700 nm; relative Luftfeuchtigkeit (psychrometrische Bestimmung aus Feuchte- und Trockentemperatur) und Temperatur (Widerstandsfühler Typ Pt-100) erfasst. Die Berechnung der O₃ -Dosen (AOT 40 = Ozondosis akkumuliert über einen Schwellenwert von 40 ppb O₃, Einheit: ppb h) wurde für Tageslicht-Stunden mit einem Strahlungswert $\geq 100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durchgeführt.

2.2.2 CSTR-System (Klimakammern)

Die Exposition der Versuchspflanzen unter kontrollierten Klimabedingungen erfolgte in continuous stirred tank reactor-Kammern (CSTR). Die Expositionsanlage umfasst vier Kammern in einem klimatisierten Raum, die in Anlehnung an HECK *et al.* (1978) von KÖNNECKER (1989) weiter entwickelt wurden. Zur Ausweitung der kontrollierbaren Klimabedingungen wurde diese Anlage im Jahr 1996 mit einer externen Entlüftungsanlage und einer leistungsfähigeren Beleuchtungseinheit versehen. Bei Außentemperaturen von 0 °C – 25 °C ist im Klimaraum eine stufenlose Temperaturregelung im Bereich von 15 °C – ca. 28 °C möglich. Die Beleuchtungseinheit kann eine Photonenflussdichte bis zu einer PAR von $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erzeugen. Klimawerte und Gaskonzentrationen werden in gleicher Weise wie bei der OTC-Anlage erfasst und gegebenenfalls reguliert.

2.3 Durchgeführte Behandlungen

2.3.1 OTC-Versuche 1994-96

Die Versuche wurden in den Vegetationsperioden der Jahre 1994-1996 als dreifaktorielle Untersuchung mit den Faktoren CO₂ -Konzentration, O₃ -Konzentration und Bewässerung mit je zwei Kammerwiederholungen angelegt. Dabei wurden allerdings nicht in jedem Jahr alle Kombinationen durchgeführt. Während in den ersten beiden Versuchsjahren der Schwerpunkt der Untersuchungen auf die CO₂ Wirkung abzielte (relativ niedrige O₃ -Zudosierung, 4 CO₂ Stufen) wurde 1996 die O₃ Zudosierung erhöht und statt der Variante +80 die Kombination +160 / O₃ in den Versuchsplan aufgenommen (vergleiche Tab. 2.3).

Zur Übersichtlichkeit seien die in Abstimmung mit den Vorgaben vom ESPACE-Wheat Projekt verwendeten Behandlungen für den OTC-Versuchsteil noch einmal zusammengefasst:

- **3 (4) CO₂ -Stufen (NF), +80, +160, +320:** undosierte Kontrolle (NF), CO₂-Anreicherung 1994 und 1995: +80; +160, +320 ppm CO₂; 1996: +160 und +320 ppm CO₂.
- **2 O₃ -Stufen (NF), O₃:** undosierte Kontrolle (NF); Zudosierung von O₃ mittels feststehenden Faktor bezogen auf die aktuelle Ozonkonzentration in den NF-Kammern: 1994 und 1995: 1,5; 1996: 2,0.
- **2 Bewässerungsstufen GB, TS:** Als gut bewässerte Kontrolle (GB) wurde die auf ca. 80% Feldkapazität bewässerte Variante definiert, während die Trockenstressvariante (TS) ab WS 31 nur 50 % der als optimal erachteten Wassermenge erhielt.
- **Kombinationen von Faktoren, z.B. +320/O₃ und +160/TS:** Alle Gasdosierungen wurden mit den beiden Bewässerungsvarianten kombiniert. Die Kombination +320 / O₃ erfolgte in jedem Versuchsjahr, siehe auch Tab. 2.3.

Tab. 2.3

Faktorenstufen der CO₂ -, O₃ - und Bewässerungs-Behandlungen der OTC-Versuche in den Jahren 1994-96; Mittelwerte der angegebenen Zeiträume, NF: non filtered (Kontrollbehandlung), TS: Trockenstress, O₃: Ozonzudosierung)

Behandlung	CO ₂ [ppm]			O ₃ [ppb]			H ₂ O [l m ⁻²]		
	1994	1995	1996	1994	1995	1996	1994	1995 ¹⁾	1996 ¹⁾
	08.05.- 09.08.	18.04.- 07.08.	20.05.- 26.08.	10.05.- 09.08.	24.04.- 07.08.	09.05.- 26.08.	16.05.- 09.08.	13.04.- 07.08.	18.04.- 30.07.
NF	379	376	375	21,7	25,9	24,8	810	379	266
NF/TS	379	376	375	21,7	25,9	24,8	435	276	183
+80	454	457	-	21,7	25,7	-	733	390	
+80/TS	454	457	-	21,7	25,7	-	402	273	
+160	529	534	534	21,7	26,0	25,0	730	370	266
+160/TS	529	534	534	21,7	26,0	25,0	395	274	183
+320	696	691	693	21,7	25,5	25,3	652	354	266
+320/TS	696	691	693	21,7	25,5	25,3	348	266	183
O ₃	379	376	374	35,5	36,3	48,5	713	432	266
O ₃ /TS	379	376	374	35,5	36,3	48,5	385	271	183
+160/O ₃	-	-	532	-	-	49,6	-	-	266
+160/O ₃ /TS	-	-	532	-	-	49,6	-	-	183
+320/O ₃	699	690	695	36,7	36,2	49,3	734	374	266
+320/O ₃ /TS	699	690	695	36,7	36,2	49,3	395	272	183

¹⁾ In den Jahren 1995 und 1996 erfolgte eine definierte Bewässerung nur in den Modellbeständen

2.3.2 Manipulation von Quellen- und Senkenstärken

Da die Behandlungen CO₂- und O₃ – Konzentration und Wasserversorgung direkt oder indirekt die Quellen- und Senkenstärken beeinflussen, ist es sinnvoll, über definierte Einschränkungen der Quellen- und Senkenstärken Referenzergebnisse herbeizuführen. Darüber hinaus kann die genotypisch vorgegebene Reaktionsmöglichkeit der Versuchspflanze durch gezielte Quellen/Senken-Manipulationen getestet werden, z.B. die maximalen Korngrößen.

In den Jahren 1995 und 1996 wurden nach der Anthese die Quellen- und Senkenstärken ausgesuchter Pflanzen verringert (im folgenden QM, SM, und KM für Quellenmanipulation, Senkenmanipulation und keine Manipulation genannt). Im Jahr 1995 erfolgten die Manipulationen in den Behandlungen NF, NF/TS, +80, +160, +320, +320/TS, O₃ und +320/O₃; 1996 in NF, NF/TS, +320 und +320/TS. Pflanzen der Behandlungen QM und SM wurden regelmäßig getrimmt (Entfernung der Seitentriebe). Eine schematisierte Darstellung der durchgeführten Manipulationen zeigt Abb. 2.1., die Behandlungstermine sind in Tab. 2.8 aufgeführt.

Abb. 2.1

Vereinfachte Darstellung der durchgeführten Quellen- und Senkenmanipulationen an Haupthalmen. Im Jahr 1995 erfolgte statt der Blattentfernung eine Schattierung zur Quellenmanipulation.

**Verringerung der Quellenstärke**

Im Jahr 1995 wurde die Lichtzufuhr einer Bestandesreihe (ca. 30 Pflanzen) in Anlehnung an die Methodik von KÜHBAUCH UND THOME (1989) mit einer PE-Schattenmatte (Schattierwert: 45%, Maschenweite 5 * 5 mm, Fa. Meyer, Rellingen) um ca. 58% (eigene Bestimmung mit einem Quantensensor LI-190-SB; Fa. Licor, Lincoln, Nebraska, USA auf Höhe der Ähre und des Fahnenblattes) verringert.

Im Jahr 1996 wurden an Haupthalmen die Blattspreiten der beiden jüngsten Blätter in Anlehnung an die Methodik von STOY (1965) abgeschnitten. Das an drei Terminen innerhalb von 18h entfernte Blattmaterial wurde zur Untersuchung des Tagesgangs der WSC-Gehalte verwendet (vergl. Kap. 2.5.1.2).

Verringerung der Senkenstärke

Die Senkenstärkenmanipulationen wurden 1995 und 1996 durch eine Verringerung der Ährchenzahlen von Haupthalmen durchgeführt. Dazu wurden die untersten 5 Ährchen sowie die obersten 4-10 Ährchen entfernt, so dass nur noch die vier mittleren Ährchen der Ähre und die Ährenspindel verblieben (Methode nach KÜHBAUCH UND THOME, 1989).

2.3.3 CSTR-Versuche 1997

Die für die CSTR-Versuche vorgesehenen Versuchspflanzen wurden in den OTC-Kammern der jeweiligen CO₂ - Behandlungsstufe in Töpfen vorgezogen. Die Anzucht auf ED73 (Substratbeschreibung: siehe 2.1.2) erfolgte bei optimaler Nährstoffversorgung und Wasserzufuhr. Vor den beiden Versuchsperioden (s.u.) wurden die simulierten Bestände (ca. 200 Pflanzen / m²) jeweils mindestens 24 h in den CSTR-Kammern an die jeweiligen Klimabedingungen akklimatisiert.

Die Versuche wurden vom 20. - 26.06.1997 als vierfaktorielle Untersuchung mit den Faktoren CO₂ -Konzentration, Temperatur, Lichtstärke und Tageszeitpunkt in zwei durch verschiedene Temperaturstufen gekennzeichneten Versuchsabschnitten ohne

Kammerwiederholung in den vier CSTR-Kammern durchgeführt. Eine Übersicht der Behandlungsfaktoren und der Versuchsbedingungen gibt Tab. 2.4.

Tab. 2.4

Mittelwerte der Klimafaktoren während des CSTR-Versuchs (20.-26.06.1997). Die Angaben zur Temperatur beziehen sich jeweils auf die Dunkelperiode vor und nach der Lichtperiode bzw. auf die Lichtperiode selber. Durch die Wärmeentwicklung der Beleuchtungskörper waren die Temperaturwerte unter Hochlicht (HL) gegenüber der Schwachlicht (LL)-Variante erhöht.

Behandlung	Temperatur [°C] vor/während/nach der Lichtperiode	CO ₂ [ppm] während der gesamten Periode		PAR [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] während der Lichtperiode
		NF	+300	
T15/LL/NF	16,0/15,9/11,2	383		200
T15/LL/+300	16,0/15,9/11,2		696	200
T15/HL/NF	16,1/18,6/11,2	382		780
T15/HL/+300	16,1/18,6/11,2		696	780
T20/LL/NF	11,2/21,2/16,3	372		200
T20/LL/+300	11,2/21,2/16,3		683	200
T20/HL/NF	11,2/24,2/16,3	372		780
T20/HL/+300	11,2/24,2/16,3		686	780
T25/LL/NF	19,7/24,7/20,8	378		200
T25/LL/+300	19,7/24,7/20,8		695	200
T25/HL/NF	19,5/27,6/21,0	379		780
T25/HL/+300	19,5/27,6/21,0		680	780

2.4 Wirkungserhebungen

2.4.1 Pflanzenentwicklung

2.4.1.1 Wachstumsverlauf

Die Ontogenie der Pflanzen wurde in jedem Versuchsjahr nicht-destruktiv mittels der Charakterisierung der in Tab. 2.2 aufgeführten Wuchsstadien (WS) analysiert. Sie diente zur Festlegung der Ernte- und Düngetermine. Bonituren und Untersuchungen zur Kornfüllung erfolgten in den Versuchsjahren mit steigender Intensität (s.u.). Die Blattzahlen wurden am Haupthalm an Blättern mit sichtbarer Ligula bestimmt. Als weitere Parameter zum Wachstumsverlauf wurden die Halmhöhen, Halm- und Ährenzahlen, sowie die Blattflächen bei den destruktiven Ernten bestimmt (siehe Kap. 2.4.2).

1994

Zur Unterstützung der Untersuchungen wurde während der Bestockungsphase der Haupthalm jeder Pflanze mit einem Drahtclip markiert. Zwischen den WS 12 und WS 61 wurden an 6 - 10 Pflanzen pro Ring einmal wöchentlich die Blattzahlen (6 Termine, Start am 24.05.) und Halmzahlen (3 Termine, Start am 16.06.) bestimmt. Beginnend am 29.07. wurde das Ende der Kornfüllungsphase (EDKF) durch Probennahmen in 3 Kammern an 3 Terminen in Abstand von 3-4 Tagen untersucht. Dazu wurden die Ähren von Haupthalmen 48 h bei 80 °C getrocknet und anschließend gewogen.

1995

Zwischen den WS 12 und WS 39 wurden an 5 Pflanzen pro Ring ein - zweimal wöchentlich die Blattzahlen (7 Termine, 05.05.-08.06.) und Halmzahlen (6 Termine, 09.05. – 08.06.) bestimmt. Aufgrund der geringen Bestockung wurde auf eine Haupthalm-Markierung verzichtet, bei den Bonituren und Ernteterminen wurde der jeweils am weitesten entwickelte Spross als Haupthalm definiert (auch 1996). Vom 11.07. - 28.07. wurde das EDKF durch Probennahmen in 3 Kammern (NF, +160, +320 / O₃) an 6 Terminen in Abstand von jeweils 3-4 Tagen untersucht (Bestimmung des Tausendkorngewichtes: TKG). Am 06./11./14.07. wurde die Fahnenblattseneszenz an Haupthalmen (n = 5 Pflanzen pro Ring) bonitiert. Dazu wurden die Anteile nicht-grüner Blattflächen in 5 %-Schritten geschätzt.

1996

Neben den WS-Charakterisierungen wurden ausführliche Bonituren zur Blatterscheinungsrate, Halmzahl (nur grüne Triebe) und Blattseneszenz (geschätzte Anteile nichtgrüner Blattfläche an Haupthalmen) während der gesamten Versuchsperiode in einer Häufigkeit von 1-2 Terminen pro Woche durchgeführt (n = 5 Pflanzen pro Ring). Vom 23.07. - 12.08. wurde das EDKF aller Behandlungsvarianten durch Probennahmen in 6 Kammern (1 Kammer pro Behandlungsvariante) an 6 Terminen in Abstand von jeweils 3-4 Tagen untersucht (Bestimmung des TKG).

2.4.1.2 Chlorophyllbestimmungen

Zur Untersuchung der Seneszenz des Fahnenblattes wurden vom 8.07. - 02.08.1996 am Fahnenblatt der Behandlungen NF, NF/TS, +320 und +320/TS (nicht-manipulierte und senken-manipulierte Pflanzen, siehe Kap. 2.3.2) nicht-destruktive Chlorophyllbestimmungen unter Verwendung eines Chlorophyllmeters SPAD-502 der Fa. Minolta (vergl. MONJE UND BUGBEE, 1992) durchgeführt. Die Bestimmungen erfolgten im mittleren Blattbereich mit einem minimalen Abstand von ca. 2 cm von Blattspitze oder Blattgrund unter Vermeidung der Mittelrippe. Je nach Variabilität der Einzelmessungen wurde pro Blatt ein Mittelwert aus 6-10 Messungen gebildet. Pro Versuchsvariante und Ring wurden 5-6 Fahnenblätter vermessen.

SPAD-Kalibrierung

Zur SPAD-Kalibrierung von Blattmaterial der Sommerweizensorte Minaret wurden Blätter verschiedenen Vergilbungsgrades im WS 69 der Behandlungen NF und +320 mit dem SPAD-502 an definierten Blattabschnitten vermessen (Mittelwert aus fünf Einzelmessungen). Anschließend wurden die Blattspreiten abgeschnitten und mit einem 1 cm Ø Korkbohrer je zwei Blattstückchen (1,57 cm²) im Bereich des vorher vermessenen Blattabschnittes ausgestanzt und gewogen. Die Blattscheiben wurden dann mit insgesamt 10 ml 80% Aceton und 500 mg Quarzsand versetzt, im Mörser zerrieben, und anschließend bei 4°C und 5000g 10min zentrifugiert. Der Überstand wurde dekantiert und spektrophotometrisch bei den Wellenlängen 647, 664 und 750 nm (Bandbreite jeweils 2nm) nach der Methode von ZIEGLER UND EGLE (1965) gegen 80% Aceton an einem U-2000 Spectrophotometer (Fa. Hitachi) vermessen. Der Chlorophyllgehalt wurde durch Aufsummierung der Werte für Chlorophyll a und b kalkuliert:

$$\text{Chlorophyll a } [\mu\text{g ml}^{-1}] = 11,78 * "E664" - 2,29 * "E647"$$

$$\text{Chlorophyll b } [\mu\text{g ml}^{-1}] = 20,05 * "E647" - 4,77 * "E664"$$

$$\text{Chlorophyll gesamt } [\mu\text{g ml}^{-1}] = \text{Chlorophyll a} + \text{Chlorophyll b}$$

Zur Berechnung der Chlorophyll-Gehalte auf Frischgewicht und Blattfläche wurden die entsprechenden Werte miteinander verrechnet. Der Bezug auf Trockengewicht wurde durch

die Einbeziehung einer Bestimmung des FG / TG -Verhältnisses des der Ausstanzstelle benachbarten Blattgewebes vollzogen. Dazu wurden entsprechende Gewebestücke ausgestanzt, frisch gewogen (FG-Bestimmung) und nach 48h Trocknung bei 80°C erneut gewogen (TG-Bestimmung). Die Bestimmung der für die SPAD-Werte optimalsten mathematischen Funktion zur gemessenen Chlorophyll-Konzentration erfolgte mittels eines Excel™-Arbeitsblattes. Für die einzelnen Bezugsgrößen ergaben sich die in Tab. 2.5 genannten Gleichungen.

Tab. 2.5

Mathematische Funktionen, Bestimmtheitsmaße (R^2) und P-Werte für die Bestimmung der Beziehung zwischen in vivo Messungen von Chlorophyll-Konzentrationen in Blättern von *Triticum aestivum* L. cv. Minaret mit dem Minolta SPAD-502 Chlorophyllmeter und spektrophotometrischen Bestimmungen an acetonischen Extrakten des gleichen Blattmaterials. Y = µg Chlorophyll / Bezugsgröße, X = SPAD-Wert.

Bezugsgröße	lineare Regression	Exponentialfunktion	Polynomfunktion 2. Grades
Blattfläche [cm ²]			
Gleichung	$Y = 1,73X - 19,2$	$Y = 2,54e0,0684X$	$Y = 0,0461X^2 - 1,025X + 10,3$
R^2	0,888	0,983	0,98
P	4,47E-05	2,32E-08	n.b.
Frischgewicht [mg]			
Gleichung	$Y = 0,0978X - 1,10$	$Y = 0,147e0,0673X$	$Y = 0,0029X^2 - 0,0782X + 0,785$
R^2	0,848	0,976	0,960
P	1,55 E-04	9,35E-08	n.b.
Trockengewicht [mg]			
Gleichung	$X = 0,348X - 4,07$	$Y = 0,448e0,0702X$	$Y = 0,0096X^2 - 0,229X + 2,11$
R^2	0,878	0,978	0,976
P	6,46E-05	6,50E-08	n.b.

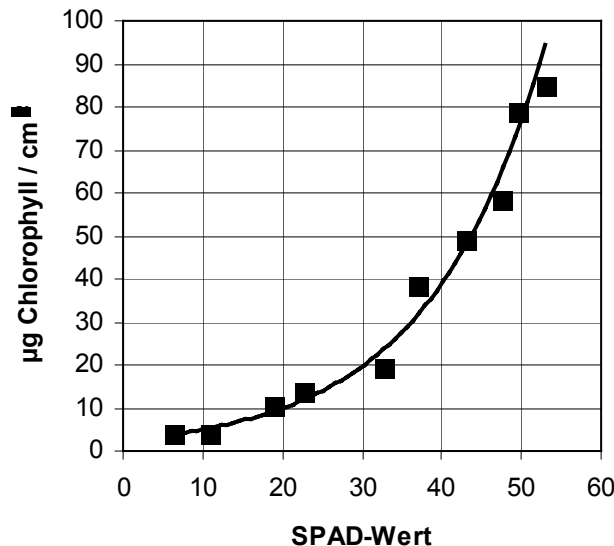
Berechnung der Kenngröße Chl₅₀

Um über einen den Chlorophyllabbau beschreibenden Index zu verfügen, wurde die Kenngröße Chl₅₀ eingeführt. Dazu wurden die während der Kornfüllung gemessenen Chlorophyllkonzentrationen gegen die ab der Anthese (WS 65: 04.07.1996) aufsummierte thermal time (Temperatursummenzeit: Summe der durchschnittlichen Tagestemperaturen) aufgetragen. Anhand dieser Kurven wurde die Temperatursumme, zu welcher 50 % des zur Anthese im Blatt gemessenen Chlorophylls abgebaut war, durch Interpolation für jede Behandlungsvariante bestimmt. Zur besseren Vergleichbarkeit wurden die Differenzen zur Kontrollbehandlung (NF / NF) jeder Bewässerungsvariante gebildet.

Die beste Anpassung bei der im Ergebnisteil verwendeten Bezugsgröße "cm² Blattfläche" ergab sich wie bei MARKWELL *et al.* (1995) mit der Exponentialfunktion (siehe Abb. 2.2). Die im Ergebnisteil aufgeführten Chlorophyllkonzentrationen wurden mit dieser Beziehung ermittelt.

Abb. 2.2

Beziehung zwischen in vivo Messungen von Chlorophyll-Konzentrationen in Blättern mit dem Minolta SPAD-502 Chlorophyllmeter und spektrophotometrischen Bestimmungen an acetonischen Extrakten des gleichen Blattmaterials. Die Linie ist die Exponentialfunktion durch alle Punkte: $y = 2,54e^{0,0684x}$; $R^2 = 0,98$ ($y = \mu\text{g Chlorophyll} / \text{cm}^2 \text{ Blattfläche}$, $x = \text{SPAD-Wert}$).

**2.4.2 Ernten zur Biomassen- und Ertragsbestimmung**

Die Tab. 2.6 – 2.7 geben einen Überblick der Probenahmen und der durchgeführten Bestimmungen. Zur Vermeidung von Randeffekten wurden keine Randpflanzen entnommen und die Entnahmebereiche so gewählt, dass für nachfolgende Ernten vorgesehene Pflanzen nicht freigestellt wurden.

2.4.2.1 Oberirdische Biomassen und Kornerträge

An den jeweiligen Ernteterminen wurden die Pflanzen (2 Pflanzen pro Topf) ca. 1 cm über der Bodenoberfläche abgeschnitten, in Fraktionen zerlegt (grüne Blätter, gelbe Blätter, Halme, und gegebenenfalls Ähren). Nach der Bestimmung von Halmlängen, Halm- und Ährenzahlen wurden die Frischgewichte (FG) auf einer Analysenwaage bestimmt. Die Fraktionen wurden dann in Aluschälchen überführt und bei 80°C in Trockenschränken bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und erneut gewogen (Trockengewichtsbestimmung, TG). Für die WSC-Bestimmungen vorgesehene Fraktionen wurden gesondert behandelt (siehe Kap. 2.5.2.1), die fehlenden Trockengewichte dieser Fraktionen wurden aus den FG-Bestimmungen und den TG-Bestimmungen der restlichen Proben interpoliert. Zur Endernte wurden die Ähren gedroschen, die Körner jeder Hauptähre sowie der Nebenähren gezählt, gewogen und zum TKG (Tausendkorngewicht bei 13 % Feuchte) verrechnet.

2.4.2.2 Unterirdische Biomassen

Im Jahr 1994 wurden die Pflanzgefäße nach der Ernte der oberirdischen Biomassen bei -25°C zwischengelagert. Die unterirdischen Biomassen (UBM) der WS 31 – Ernte wurden in Leitungswasser ausgewaschen, bei 80 °C (WS 31) bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen. Die Bestimmung der unterirdischen Biomassen zum WS 65 erfolgte am Institut für agrarrelevante Klimaforschung, Müncheberg (Methodik: siehe OBENAUF, 1995).

Im Jahr 1995 wurden zur Anthese die Wurzelräume der - durch Gazestreifen von den Nachbarreihen getrennten - beernteten Reihen ausgekoffert (2 Proben je Ring à 8-10 Pflanzen) und mit Ersatzsubstrat verfüllt. Die ausgekofferten Wurzelräume wurden am Institut für agrarrelevante Klimaforschung, Müncheberg u.a. auf das Wurzel-TG (= UBM) hin untersucht. Die unterirdischen Biomassen konnten aufgrund der geringen Probenzahl nur eingeschränkt statistisch ausgewertet werden. Da unterschiedlich viele Pflanzen (8 – 10 Stoppelreste wurden gezählt) pro Einzelbestimmung analysiert werden konnten, erfolgte zur Vereinheitlichung der Datensätze eine Umrechnung auf Flächenbasis.

2.4.2.3 Bestimmung der Blattflächen

An den Ernteterminen wurde vom (gegebenenfalls in grüne und nichtgrüne Fraktionen unterteilten) Blattmaterial die Blattfläche bestimmt. Dazu wurden die Blattspreiten ohne die den Stängel umfassenden Blattscheiden mit einem LI-3100-Gerät (Licor, Lincoln, Nebraska, USA) optisch vermessen. Durch Verrechnung der gesamten Blattfläche der bestimmten Pflanzen mit der Bestandesdichte wurde der Blattflächenindex LAI (Leaf Area Index) ermittelt.

Tab. 2.6

Übersicht der Ernten, des Probenaufkommens und der durchgeführten Bestimmungen im Jahr 1994. Im oberen Abschnitt sind die pro Behandlung durchgeführten Probennahmen (N = Anzahl der Pflanzen pro Behandlung, beide Kammer-Wiederholungen) genannt, während im unteren Abschnitt die Durchführung einer Analysemethode mit einem X gekennzeichnet ist. Frischgewichte (FG) und Trockengewichte (TG) wurde jeweils für die Blatt-, Halm- und gegebenenfalls Ährenfraktionen ermittelt. UBM = unterirdische Biomasse.

Tab 2.6a Substrat: lehmiger Sand

	WS 31	WS 39	WS 65	WS 92
NF	12	4	12	20
NF/TS			12	20
+80	12		12	20
+80/TS			12	20
+160	12		12	20
+160/TS			12	20
+320	12	4	12	20
+320/TS			12	20
O ₃	12		12	20
O ₃ /TS			12	20
+320/O ₃	12		12	20
+320/O ₃ /TS			12	20
Halmlänge				X
Blattfläche	X		X	
FG	X		X	
TG	X		X	X
UBM (TG)	X		X	
Halmzahl	X		X	X
Ährenzahl			X	X
Kornzahl				X
WSC im Spross	X			
WSC im Blatt		X	X	
WSC im Halm			X	
WSC in Ähre			X	

Tab 2.6b Substrat: ED 73 (Torf)

	WS 31	WS 39	WS 65	WS 75	WS 80	WS 92
NF	12	12	20	12		20
+80	12	12	20		12	20
+160	12	12	20		12	20
+320	12	12	20	12		20
O ₃	12	12	20	12		20
+320/O ₃	12	12	20		12	20
Halmlänge						X
Blattfläche	X		X	X	X	
FG	X	X	X	X	X	
TG	X	X	X	X	X	X
Halmzahl	X	X	X	X	X	X
Ährenzahl			X	X	X	X
Kornzahl						X

Tab. 2.7

Übersicht der Ernten, des Probenaufkommens und der durchgeführten Bestimmungen der Jahre 1995 und 1996. Erläuterungen: siehe Tab. 2.6.

	1995			1996		
	WS 31	WS 65	WS 92	WS 31	WS 65	WS 92
NF	40	40	80	40	40	80
NF/TS		40	80		40	80
+80	40	40	80	-	-	-
+80/TS		40	80	-	-	-
+160	40	41	80	40	40	80
+160/TS		40	80		40	80
+160/O ₃	-	-	-	40	40	80
+160/O ₃ /TS	-	-	-		40	80
+320	40	40	80	40	40	80
+320/TS		40	80		40	80
O ₃	40	41	80	40	40	80
O ₃ /TS		40	80		40	80
+320/O ₃	40	40	80	40	40	80
+320/O ₃ /TS		40	80		40	80
Blattfläche	X	X		X	X	
FG	X	X		X	X	
TG	X	X	X	X	X	X
Wurzel-TG		X				
Halmlänge		X	X	X	X	X
Halmzahl	X	X	X	X	X	X
Ährenzahl		X	X		X	X
Kornzahl			X			X
WSC im Fahnenblatt					X	
WSC im Blatt (grün)					X	
WSC im Blatt (gelb)					X	
WSC im Halm		X	X		X	X
WSC in der Ähre					X	

2.4.3 Analyse der Quellen/Senken-manipulierten Pflanzen

Die Analyse der in Tab. 2.8 aufgeführten Parameter erfolgte nach den in Kap. 2.4.1.2, Kap. 2.4.2.1 und Kap. 2.6 beschriebenen Methoden. Das TKG wurde an den schwersten 10 Körner jeder Behandlung bestimmt. Dieses Verfahren diente in Zusammenhang mit der Senkenmanipulation der Verminderung der Datenverfälschung aufgrund der unterschiedlichen Korngrößen je nach Position der Ährchen an der Ährenspindel.

Um eine Aussage über den Ansatzpunkt möglicher Verschiebungen der WSC-Konzentrationen im Halmgewebe und Wachstumsänderungen durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen, Trockenstress und Quellen / Senkenmanipulationen treffen zu können, wurden Längen und Massen der Halmabschnitte (gekennzeichnet durch die Position der Halmknoten) zur Endenernte 1996 gesondert ausgewertet. Zusätzlich erfolgte im Versuchsjahr 1996 an vier Terminen (28.07.96 - 12.08.96) eine visuelle Abschätzung der Blattseneszenz der für die Endenernte vorgesehenen manipulierten Halme (Varianten KM und SM). Durch grafische Auftragung dieser Boniturdaten wurde der Termin mit einem Anteil von 0,5 grünen Blattanteilen interpoliert (0,5 – Wert).

Tab. 2.8

Angaben zu den 1995 und 1996 durchgeführten Quellen- und Senkenmanipulationen:

Termine und Bestimmungen. Im unteren Abschnitt ist die Durchführung einer Bestimmung mit einem X gekennzeichnet. ZE = Zwischenernte, N = Anzahl der Proben pro Behandlungskombination, GB: normal bewässerte Behandlungen, SPAD: Seneszenzbestimmung über Chlorophyllgehalt.

	1995 KM	1995 QM	1995 SM	1996 KM	1996 QM	1996 SM
Datum der Manipulation (WS 69)	-	28.06.- 29.06.	28.06.- 01.07.	-	10.07.- 11.07.	10.07.
Datum ZE 1	11.07.- 12.07	11.07.- 12.07.	11.07.- 12.07.	17.07. (nur GB)	17.07. (nur GB)	17.07. (nur GB)
WS bei ZE 1	75	75	75-78	75	75	75
N ZE1	8	8	8	12	12	12
Datum ZE 2	-	-	-	25.07.	25.07.	25.07.
WS bei ZE 2	-	-	-	81	81	81
N ZE 2	-	-	-	12	12	12
Datum Endernte	09.08.	09.08.	09.08.	20.08.- 22.08.	20.08.- 22.08.	20.08.- 22.08.
N Endernte	12	12	12	20	20	20
Bestimmungen						
Ährengewicht	X	X	X	X	X	X
TKG	X	X	X	X	X	X
Halmlänge gesamt	X	X	X	X	X	X
Halmgewicht	X	X	X	X	X	X
Internodienlänge				X	X	X
Internodiengewicht				X	X	X
Seneszenzbest.	Bonitur	Bonitur	Bonitur	SPAD		SPAD
Chlorophyll in Fahne				X		X
WSC im Halm ZE1	X	X	X	X	X	X
WSC im Halm ZE2				X	X	X
WSC im Halm Endernte	X	X	X			

2.5 Versuchsdurchführung zur Bestimmung der WSC-Gehalte

2.5.1 Diurnale Rhythmik (Tagesgänge)

2.5.1.1 Kontrollierte Bedingungen (CSTR)

Versuchsdurchführung und Probennahme

Zuerst (20./21.6.97) erfolgte der T15 Versuch, gleich im Anschluss wurde die 20 °C Periode (21./22.6.97) durchgeführt. Dabei wurde die 3. Ernte des T15-Versuchs mit der 1. Ernte des T20-Versuchs gleichgesetzt. Vor Beginn der Lichtperiode des T20-Versuchs am 25./26.6.1997 wurden die Schattierungen gewechselt, so dass die Schwachlicht-Kammern vom T15-Versuch die Starklichtvarianten des T20-Versuchs darstellten.

Pro Temperaturbehandlung wurden innerhalb von 24 h drei Probennahmen durchgeführt. Dazu wurden Fahnenblätter der Nebentriebe oder die zweitobersten Blätter der Haupttriebe mit einer Schere abgetrennt. Pro Behandlung wurden drei Mischproben von je zwei Blättern entnommen. Das Frischgewicht und die Blattfläche der Mischproben wurde erfasst und zur Berechnung der spezifischen Blattfläche (SLA) verwendet. Anschließend wurden die Proben in flüssigem N₂ schock gefroren und bis zur Analyse der WSC- Gehalte an bei –60 °C gelagert. Die Konzentrationen an wasserlöslichen Kohlenhydraten wurden unter Berücksichtigung der SLA auf m² Blattfläche bezogene Gehalte umgerechnet. Die SLA blieb bei den Temperaturbehandlungen T15 und T20 weitgehend konstant, CO₂, Licht und Erntezeitpunkt hatten keinen signifikanten Einfluss auf die spezifische Blattfläche (Tab. A-53). Für T25 dagegen wurden signifikant höhere SLA-Werte gefunden, offensichtlich waren diese Pflanzen nicht mehr im gleichen physiologischen Zustand wie bei den vorangegangenen Untersuchungen, zumindest wurden stärkere Vergilbungsanteile protokolliert.

Gaswechselbestimmungen

Da die direkte Bestimmung des Gaswechsels in den CSTRs nicht möglich war, wurden Bestandesgaswechsellmessungen als Grundlage für den Vergleich von C-Assimilation und WSC-Akkumulation herangezogen. Diese Bestimmungen erfolgten in den beiden Wochen vor dem „CSTR-Versuch“ an den für den CSTR-Versuch verwendeten Pflanzenbeständen (Methodik: siehe BURKART, 1998).

Tab. 2.9

Abgeleitete Regressionsgleichungen von in OTC durchgeführten Bestandesgaswechsellmessungen im Wuchsstadium 45 - 51 bei verschiedenen Lichtstärken. y = Netto-CO₂-Fixierungsrate Pn in $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ Bodenfläche s}^{-1}$, x = Temperatur in °C.

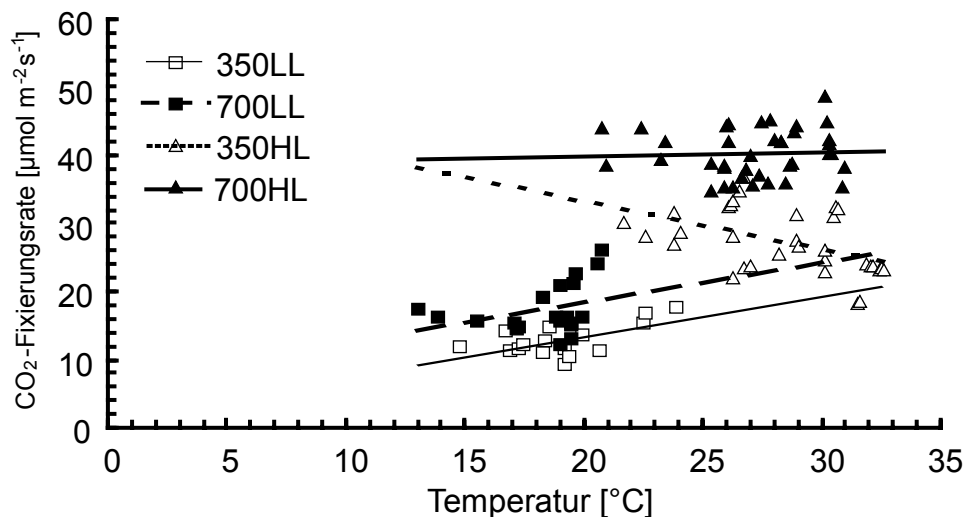
	NF LL	NF HL	+300 LL	+300 HL
PAR [$\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	185 - 215	680 – 880	185 – 215	680 - 880
Gleichung	y = 0,589x	y = -0,715x	y = 0,599x	y = 0,070x
	+1,61	+47,52	+6,40	+38,45
r ²	0,358	0,231	0,113	0,003
P-Wert	0,0143	0,1482	0,0053	0,0011
n	16	22	20	38

Unter Berücksichtigung der verschiedenen Lichtstärken (HL: 680 – 880 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, LL: 185 - 215 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) wurden für beide CO₂ – Konzentrationen Einzelwerte zusammengefasst und

lineare Regressionsanalysen für die vier Varianten durchgeführt (Tab. 2.9, Abb. 2.3). Mit Hilfe dieser Geradengleichungen wurden die CO_2 – Fixierungsraten für die tatsächlichen Temperaturverhältnisse in den CSTR-Kammern extrapoliert.

Abb. 2.3

Wirkung der Umgebungstemperatur auf die CO_2 – Fixierungsrate bei zwei Lichtintensitäten (LL: $175 - 215 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$; HL: $680 - 880 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und zwei CO_2 – Konzentrationen (ca. 350 und 700 ppm CO_2). Die Linien stellen lineare Regressionsgraden für die vier genannten Behandlungen dar. Geradengleichungen: siehe Tab. 2.9.



Tab. 2.10

Mittelwerte des Blattflächenindexes für die grünen Blattmassen ($\text{LAI}_{\text{grün}}$) während des CSTR-Versuchs (20.-26.06.1997). Der $\text{LAI}_{\text{grün}}$ wurde am 26.06.97 destruktiv ermittelt ($n = 8$ Töpfe, verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikant verschiedene Mittelwerte).

Abkürzung	$\text{LAI}_{\text{grün}}$ [$\text{cm}^2 \text{cm}^{-2}$]
T15/LL/NF	3,70 b
T15/LL/+300	3,86 b
T15/HL/NF	5,07 a
T15/HL/+300	4,96 a
T20/LL/NF	3,70 b
T20/LL/+300	3,86 b
T20/HL/NF	5,07 a
T20/HL/+300	4,96 a
T25/LL/NF	5,07 a
T25/LL/+300	4,96 a
T25/HL/NF	3,70 b
T25/HL/+300	3,86 b

Berechnung der C-Bilanz

Direkt nach Abschluss der letzten Exposition in den CSTR wurde destruktiv der $\text{LAI}_{\text{grün}}$ der Pflanzen für jede CSTR bestimmt (siehe Tab. 2.10). Unter Einbeziehung dieses $\text{LAI}_{\text{grün}}$, des Molenbruchs für C im Zucker (= 0,40) und des Atomgewichts für C (12 g mol^{-1}) wurden für

die WSC-Akkumulationen auf das Kohlenstoffatom C reduzierte Werte (in mol C / m²) ermittelt (Gleichungen 1- 3). Mittels der für die verschiedenen Lichtbedingungen und CO₂ – Konzentrationen ermittelten Regressionsgleichungen (Tab. 2.9) der CO₂ – Assimilationsraten wurden für die jeweiligen Temperaturregime auf die Dauer der Lichtperiode (15h) hochgerechnete CO₂ –Fixierungsraten ermittelt (in mol C / m²).

Gleichung 1:

$$WSC_{Start} = WSC_{0h} * MBCZ * LAI_{grün} / M_c$$

Gleichung 2:

$$WSC_{Ende} = WSC_{15h} * MBCZ * LAI_{grün} / M_c$$

Gleichung 3:

$$WSC_{Akk} = WSC_{Ende} - WSC_{Start}$$

WSC _{Start}	: Gesamt-WSC – Gehalt vor Beginn der Lichtperiode [mol C m ⁻² Bodenfläche]
WSC _{0h}	: Gesamt-WSC – Gehalt vor Beginn der Lichtperiode [g WSC m ⁻² Blattfläche]
WSC _{Ende}	: Gesamt-WSC – Gehalt nach Ende der Lichtperiode [mol C m ⁻² Bodenfläche]
WSC _{15h}	: Gesamt-WSC – Gehalt nach Ende der Lichtperiode [g WSC m ⁻² Blattfläche]
WSC _{Akk}	: Über Lichtperiode akkumulierte WSC [mol C m ⁻² Grundfläche]
MBCZ	: Molenbruch für C im Standardzucker Glucose: 0,40
LAI _{grün}	: Blattflächenindex der grünen Blattfläche (dimensionslos)
M _c	: Atomgewicht von Kohlenstoff [12 g mol ⁻¹]

2.5.1.2 Naturnahe Bedingungen (OTC)

Die Abhängigkeit der C-Allokation von den Klimabedingungen und der CO₂ Konzentration wurde in den Jahren 1995 und 1996 an Topfpflanzen der Behandlungen NF und +320 durch Analyse der WSC-Gehalte von Blatt- und Halmproben untersucht.

Zur Auswertung wurden die über die OTC-Anlage erfassten Klimadaten und die parallel von Herrn Dr. Burkart erfassten Bestandesgaswechseldaten (Methodik: siehe BURKART, 1998) herangezogen. Tab. 2.11 gibt einen Überblick der im Rahmen der Tagesgänge durchgeführten Probennahmen und Analysen.

Versuchsjahr 1995

Aufgrund der am Haupthalm schon begonnenen Seneszenz der Fahnenblätter (ca. WS 75-78, Ende Milchreife) wurden Blätter (Fahnenblatt und zweitjüngstes Blatt) und Halme von Nebentrieben entnommen; die dafür verwendeten Töpfen waren am Ringrand positioniert. Zur Vermeidung von Artefakten durch die unterschiedliche Licht-Exposition während des Tagesganges wurden jeweils Mischproben gegenüberliegender Töpfe, also z.B. zum West- und Ostrand des Ringes exponierter Töpfe entnommen. Das FG der Blattproben (eine Mischprobe von vier Blättern pro OTC bei zwei Kammerwiederholungen) wurde bestimmt. Die Halmproben wurden zum Termin 1 und 6 in Blütenstandstiel (Peduncle) und Resthalm separiert.

Versuchsjahr 1996

Blattmaterial von Bestandespflanzen

Im Rahmen der Quellenmanipulation wurden am 10./11.7. 1996 zu drei Zeitpunkten (Ernte 1: 1 h nach Sonnenhöchststand, Ernte 2: Sonnenuntergang / Beginn Dämmerung, Ernte 3: Sonnenaufgang / Ende Dämmerung) die Blattspreiten der beiden jüngsten Blätter von Haupthalmen der Behandlungen NF, NF/TS, +320 und +320 / TS abgeschnitten. Die Mischproben (zwei Mischproben pro Ring bei zwei Kammerwiederholungen) wurden zusätzlich zur HPLC-Analytik (WSC) auf ihren Stärkegehalt hin untersucht.

Blatt- und Sprossmaterial von Topfpflanzen

Im Gegensatz zu 1995 wurden 1996 an beiden Terminen am Vortag jeweils acht Töpfe den abgesenkten Ringen entnommen und in den OTC optimal zum Licht-exponiert. Pro OTC wurden Mischproben der beiden jüngsten Blätter, der Peduncle- (inklusive oberstem Halmknoten) und Resthalmabschnitte eines Topfes (also von drei Pflanzen) bei zwei Kammerwiederholungen genommen.

Tab. 2.11

Tagesgangbestimmungen in den Jahren 1995 und 1996: Probennametermine für WSC-Bestimmungen an Blatt- und Halmmaterial. Die Angaben stellen auf 5min-Abschnitte ausgerichtete Mittelwerte dar bei einer individuellen Probenahme-Dauer von 25 - 45min. Frischgewichte (FG) und Trockengewichte (TG) wurde jeweils für die Blatt-, Halm- und gegebenenfalls Ährenfraktionen ermittelt. UBM: unterirdische Biomasse.

Bezeichnung:	Tag1	Tag2	Tag3	Tag4
Jahr:	1995	1996	1996	1996
Datum:	21./22.07	10./11.7.	15./16.07.	23./24.07.
Ernten:				
1	08:15	14:15	08:40	08:30
2	11:15	21:00	11:25	11:25
3	13:45	05:15	14:50	14:35
4	15:45		18:35	17:25
5	17:45		21:25	21:20
6	20:15		01:35	01:45
7	00:25		05:40	05:50
8	05:15		08:40	08:30
Bestimmungen:				
Blattfläche			X	X
Halmzahl			X	X
Ährenzahl			X	X
FG			X	X
TG			X	X
Blatt-WSC	X	X	X	X
Halm-WSC	X		X	X
Peduncle-WSC	X ¹⁾		X	X
UBM-WSC			X	

¹⁾ nur zur Ernte 1 und 6

2.5.2 WSC-Gehalte im Ontogenieverlauf

2.5.2.1 Basisexperiment

Zu den in der Tab. 2.2 aufgeführten Terminen wurde der Haupthalm ausgewählter Behandlungen des Basisexperiments gesondert geerntet. Die für die WSC-Analytik vorgesehenen Proben wurden zwischen 10.00 Uhr und 12.00 Uhr genommen. Nach der Bestimmung von Frischgewicht und Blattfläche wurden die Blätter (1994 kleingeschnitten, 1995 und 1996 gerollt; 1996 getrennt in drei Blattfraktionen), Halme (in ca. 1 cm lange Abschnitte geschnitten) und Ähren (1994 kleingeschnitten, sonst ganz) als Mischprobe von jeweils zwei Pflanzen in flüssigem N₂ schock gefroren. Die in den Tab. 2.6a und 2.7 genannten Fraktionen wurden bis zur WSC-Analytik in 20ml PE-Fläschchen (Polyvials, Fa. Zinsser) bei -25°C gelagert.

Des Weiteren wurde getrocknetes Halmmaterial vom WS 75 (1995) und WS 92 (1995 und 1996) bis zur WSC-Analytik in PE-Folien luftdicht eingeschweißt und bis zur WSC-Analytik bei Raumtemperatur gelagert (Probennahme für Quellen / Senken – Experiment).

2.5.2.2 Quellen/Senken-manipulierte Pflanzen

Die WSC-Gehalte der Quellen/Senken manipulierten Pflanzen wurden an den in Tab 2.8 aufgeführten Behandlungen und Terminen untersucht (vergl. Kap. 2.4.3).

2.6 Kohlenhydratanalytik

2.6.1 Extraktionsverfahren

Homogenisierung und Einwaage

Die Homogenisierung des getrockneten Pflanzenmaterials erfolgte in Kaffeemühlen (Typ KM13, Fa. Siemens) durch Vermahlung zu einem feinen Pulver. Frischmaterial wurde im gefrorenen Zustand mit flüssigem N₂ übergossen, zu einem feinen Pulver vermahlen und bis zur Extraktion bei -25 °C oder -60 °C gelagert. Die Einwaage von Frischmaterial erfolgte direkt aus der N₂ -Zwischenlagerung heraus. Zur Enzym-Inaktivierung wurde beim erstem Extraktionsschritt kochendes Wasser verwendet. Für die FG (und TG) –Fraktionen wurden Mindest- und Höchstmengen festgesetzt: Blattmaterial: 200-500 mg (100-300mg), Halmmaterial: 400-600 mg (200-300 mg), Ährenmaterial: 300-600 mg.

Entsalzung und Aufreinigung

BANCAL *et al.* (1993) empfehlen bei hohen Ionenkonzentrationen im Probenmaterial die Deionisierung der Proben mit schwachen Ionenaustauschern zur Verhinderung von störenden Peakflächen im HPLC-Chromatogramm bei der Zuckeranalytik. Auch der Säulenhersteller (BIORAD) empfiehlt eine Entsalzung der Probe, da das Trennprinzip beim verwendeten Säulentyp auf Ionenaustausch basiert. Zur Entfernung von Anionen und Kationen aus der Lösung wurden zunächst selbstgegossene 10ml-Säulchen mit Amberlite Austauschergelen (Kationenaustauscher: SIGMA I-5541; Anionenaustauscher: SIGMA I-6766) verwendet. Dieses Verfahren brachte zwar befriedigende Ergebnisse hinsichtlich der Entsalzungseffizienz (es wurden anhand der HPLC-Chromatogramme keine Anomalien festgestellt), erwies sich jedoch als fehleranfällig und sehr zeitaufwendig in der Anwendung. Als Alternative wurde ein von der Firma BIO RAD entwickeltes Verfahren benutzt: als Vorsäulen wurden Deashingkartuschen statt einer mit dem Säulenmaterial gefüllten Vorsäule verwendet. Die erfolgreiche Kombination von derartigen Deashingkartuschen mit einem dem hier verwendeten ähnlichen Säulentyp beschreiben KLEIN UND LEUBOLDT (1993). So konnten unentsalzte Proben direkt auf die HPLC gegeben werden. Dieses Verfahren erwies sich als zeitsparend und einfach zu handhaben. Allerdings müssen diese Säulchen bei Sichtbarwerden einer Peakverbreiterung aufgrund der begrenzten Reinigungskapazität rechtzeitig nach ca. 500 HPLC-Läufen ausgetauscht werden.

Zur Entfernung der die HPLC-Analytik störenden Substanzen, wie Pigmenten, Proteinen, Fettsäuren, Nucleinsäuren und Stärke wurde Festphasenextraktion mit C18-Kartuschen (1cc, 100mg, SEP-PAC-plus, Fa. Waters) eingesetzt (siehe BANCAL UND GAUDILLERE, 1989; ALBRECHT *et al.*, 1993). Durch Mehrfachverwendung (ca. 4 Proben pro Kartusche bei Halmmaterial) und das Aufeinanderstecken der Kartuschen wurde ein Einspareffekt erreicht. Eine 10minütige Zentrifugation bei 5000g des nach dem Einengschritt am Rotationsverdampfer aufgenommenen Extrakts entfernte die mitaufgenommenen ausgefällten Substanzen. Resuspensionen dieser Fraktion beinhalteten keine WSC-Komponenten, wie entsprechende HPLC-Analysen zeigten. Da dieser letzte Zentrifugationsschritt nicht immer zuverlässig alle festen Partikel absonderte, wurden die Extrakte zum Abschluss des Extraktionsverfahrens durch unsterile Cellulose-Acetat-Membranen der Porengröße 0,45µm filtriert.

Die Verwendung nicht aufgereinigter (keine Festphasenextraktion mit C18 Material) oder unentsalzter Proben bei der HPLC-Analytik führte zu einer Chromatogrammauswertung

beeinträchtigenden höheren Grundrauschen und Verbreiterungen (fronting und tailing) bekannter Peaks. Auf diese Aufreinigungstechniken kann also nicht verzichtet werden.

Methodik der Probenaufarbeitung: Standardverfahren

Das im Rahmen dieser Arbeit entwickelte Standardverfahren zur Probenaufarbeitung für die HPLC-Analytik von WSC sei hier am Beispiel homogenisierter Halmproben (Frischmaterial) von Sommerweizen dargelegt:

A) Extraktion

- 1) Einwaage von ca. 500 mg in N₂ gefrorenem Pflanzenmaterial in 50 ml Zentrifugenbecher
- 2) Zugabe von 10 ml A. bidest. (100°C)
- 3) Verschluss mit Alufolie und 1. Extraktion im kochenden Wasserbad für 30 min (Enzyminaktivierung)
- 4) Zentrifugation (10 min) bei Raumtemperatur und 5000 g
- 5) Dekantieren über Schwarzband-Filter (591¹ Fa. Schleicher & Schüll, Dassel) und Glastrichter in 50 ml Becherglas
- 6) Resuspension des Pellets mit exakt 10 ml Sorboselösung (Standard : 0,25 % (w/v) L-Sorbose in A. bidest., Raumtemperatur)
- 7) Verschluss mit Alufolie und 2. Extraktion im kochenden Wasserbad für 15 min
- 8) wie 4) und 5)
- 9) Resuspension des Pellets mit 10 ml A. bidest bei Raumtemperatur (3. Extraktion)
- 10) wie 7) und 4) und 5) (4. Extraktion)
- 11) Ausdrücken des Filterpapiers und Nachspülen des Glastrichters mit ca. 3 ml A. bidest.

B) Festphasenextraktion unerwünschter hydrophober Bestandteile

- 1) C-18 Kartuschen (1 cc, 100 mg; SEP-PAC[®]-plus, Fa. Waters, Milford, Massachusetts) nach Anleitung (Sep-Pak Cartridge instruction sheet, Fa. Waters) mit 5ml Methanol aktivieren und mit 10 ml A. bidest. equilibrieren
- 2) Ca. 10 ml Probenlösung auf eine 10 ml Spritze mit Luer-Konus ziehen, diese auf zwei aufeinandergesteckte C-18 Kartuschen setzen und langsam (tröpfchenweise, max. 10 ml / min) den Inhalt in einen 100 ml Rundkolben durchpressen
- 3) Schritt 2 wiederholen bis die gesamte Probe durchgedrückt ist und C18-Kartuschen mit 5 ml A. bidest. nachspülen
- 4) C18-Kartuschen zur weiteren Verwendung für die nächste Probe mit weiteren 10 ml A. bidest. Spülen; bei Auftreten einer deutlich sichtbaren Bandenwanderung in der unteren Kartusche während der folgenden Extraktionen ist die Kapazität der oberen Kartusche erschöpft und muss verworfen werden

C) Einengung, Resuspension und Filtration des Extrakts

- 1) Den im Rundkolben befindlichen Extrakt unter vermindertem atmosphärischen Druck (ca. 13 mbar) am Rotationsverdampfer bei 40 °C bis zur Trockne einengen
- 2) Die Extraktückstände in 3 ml A. bidest. resuspendieren
- 3) Die Resuspensionen mit 5000g für 20 min bei 20°C zentrifugieren
- 4) Ca. 1 ml Probenüberstand durch eine nicht-sterile Cellulose-Acetat-Membran (Porengröße 0,45 µm, Fa. Lida, Kenosha, WI) in ein 1,5 ml Safe-Lock-Reaktionsgefäß (Fa. Eppendorf, Nümbrecht) filtrieren
- 5) Die weitere Probenlagerung erfolgt bei -60 °C bis zur HPLC-Analytik

2.6.2 HPLC-Analytik

HPLC-Spezifikationen

Das für die WSC-Analytik verwendete HPLC-System besitzt folgende Spezifikationen:

- Pumpen/Steuerungseinheit: VISTA 5560 (Fa. Varian, Darmstadt)
- Probenaufgabeeinheit: Autosampler Modell 9090 (Fa. Varian, Darmstadt), Valco A60 Injektionsmodul (Fa. VICI, Houston, Texas)
- Datenpuffer: INTERFACE 900 series (Fa. Nelson Systems, Cupertino, Kalifornien)
- Entgasungsgerät für Eluenten ERC-3312 (Fa. ERC, Alteglofsheim)
- Detektor / Methodik ERC-7515A / Brechungsindex (RI) bei 50°C
Betriebstemperatur, Response: 3,0 sec., Range: $32 \cdot 10^{-5}$ RIU; Fa. ERC, Alteglofsheim)
- Säule HPX-87P, 300 * 7,8 mm, (mit Pb^{2+} beladenes Polystyroldivinylbenzol-Polymer, Fa. BIO-RAD, Hercules, Kalifornien)
- Vorsäule Deashingkartuschen in Doppelkartuschenhalter (Cation H^+ , Anion CO_3^- , Fa. BIO-RAD, Hercules, Kalifornien)
- Auswerteeinheit PC: Tandon TM 7002
- Auswertungssoftware Integrator Software Version 5.1 (Nelson Systems, Cupertino, Kalifornien)
- Eluent A. bidest., gefiltert durch 0,45µm (PE-Membran, Fa. Sartorius, Göttingen)
- Flussrate 0,6 ml / min
- Säulentemperatur 85 °C
- Probenvolumen 20 µl
- Laufzeit 25-30 min

Praktische Durchführung

Pro Probe wurden mind. zwei HPLC-Läufe durchgeführt. 100 µl der aufgetauten Proben wurden in 200 µl Inlets (in 3 ml-Probenfläschchen stehend) überführt und in den Autosampler gestellt. Nach jeweils acht Proben wurde zur Kontrolle der HPLC-Bedingungen eine 0,1 %ige Standardlösung aus *Cichorium intybus*-Inulin, Saccharose, D(+) Glucose und D(-) Fructose aufgegeben.

Kalibrierung und Konzentrationsbestimmung

Die Identifizierung und Quantifizierung der im Probenmaterial vorkommenden WSC-Fractionen erfolgte durch den Vergleich mit den Retentionszeiten und Peakflächen von entsprechenden externen Standards für Saccharose, Maltose, D (+) Glucose, L (-) Sorbose und D (-) Fructose. Die Fruktanfraktion hatte einen sehr weiten Retentionsbereich von ca. 3,5 min und ließ sich in einen hochpolymeren Anteil (DP >20) und eine oligomere Fraktion (DP 3-20) unterteilen. Zur Kalibrierung dieser Fraktionen wurde das chemisch verwandte hochpolymere Inulin aus *Cichorium intybus* (im Mittel ca. DP 25) verwendet, da Weizenfuktane kommerziell nicht erhältlich sind. Die Fruktanfraktion DP 3-20 wurde dabei als Summe der Peakflächen zwischen dem Peak vom Inulin und dem Saccharose-Peak definiert. Saccharose und Maltose konnten nur bei geringen Saccharosekonzentrationen

getrennt werden. Da Maltose (und andere Disaccharide) nur im Ährenmaterial signifikante Konzentrationen aufwies, wurden die Disaccharid-Fractionen unter dem Begriff Saccharose zusammengefasst. Tab. 2.13 gibt einen Überblick der Retentionszeiten und ein Beispiel typischer für die Kalibrierung verwendeter Geradengleichungen. Eine quantitative Bestimmung der WSC-Komponenten gelang zuverlässig im Konzentrationsbereich zwischen 0,03 µg – 30,0 µg WSC / ml Probenlösung. Für jede der diskontinuierlich durchgeführten Messreihen wurde eine gesonderte Kalibrierung durchgeführt, da sich die gemessenen Peakflächen und die Retentionszeiten terminlich verschiedener Messreihen unterschieden. Weitere WSC-Fractionen (Raffinose, D (+) Xylose und D (+) Galactose) im Probenmaterial lagen unter der Nachweisgrenze und werden im folgenden nicht weiter behandelt. Eine zuverlässige Automatisierung der Konzentrationsbestimmungen gelang nicht. Die Peakflächen wurden mit dem Auswertungsprogramm einzeln per Hand abgetragen und mit Hilfe der Geradengleichungen auf einem Excel™ Arbeitsblatt zu den WSC-Konzentrationen verrechnet. Die eingesetzte Menge am internen Standard L (-) Sorbose wurde dabei auf 100 % gesetzt und diente als Faktor zur Konzentrationsbestimmung um evtl. auftretende Verluste während der Aufarbeitung und Ungenauigkeiten während der Probenaufgabe und der Detektion auszugleichen.

Tab. 2.13

Kalibrierung der WSC-Analytik: Beispiel für Retentionszeiten und Parameter der linearen Regressiongeraden ($y = m \cdot x + b$; y = WSC-Komponente in mg/ml Eluent, x = Peakfläche) der aufgeführten WSC-Fractionen vom Januar 1998. Die eingeklammerten Retentionszeiten für die Fruktanfraktionen geben den für die Auswertung verwendeten Integrationsbereich wieder.

WSC-Komponente	Konzentrationsbereich [g/l]	Retentionszeit [min]	m	b	R ²
<i>Cichorium</i> -Inulin	0,0364 - 0,910	7,30	1,87E-06	0,0038	1,0000
Fruktan DP >20		(6,80-7,80)			
Fruktan DP 3-20	0,0364 - 0,910	(7,80-10,32)	1,87E-06	0,0038	1,0000
Saccharose	0,040 - 4,00	10,98	1,88E-06	0,0231	0,9999
Maltose	0,040 - 4,00	11,58	1,81E-06	0,0176	0,9995
Glucose	0,040 - 4,00	13,20	1,85E-06	0,0156	1,0000
Sorbose	0,040 - 1,00	15,27	2,30E-06	0,0253	0,9996
Fructose	0,036 - 3,6	17,95	1,94E-06	-0,0075	0,9998

2.6.3 Absicherung der HPLC-Methodik

Die Eignung der angewandten HPLC-Methodik zur Analytik von WSC und speziell von Fruktanen wurde mit verschiedenen Verfahren abgesichert.

2.6.3.1 Dünnschichtchromatographie (DC)

Die Erstellung von DC-Chromatogrammen erfolgte in Anlehnung an ALBRECHT *et al.* (1997) und HEINZE UND PRAZNIK (1991). TLC-Alufolien (20 * 20 cm, Kieselgel 60, Fa. Merck) wurden zunächst bei 110 °C im Trockenschrank aktiviert. Nach dem Auftragen der Proben wurde die Platte in eine mit dem Laufmittel Butanol : Propanol : Ethanol : A.Bidest (2 : 3 : 3 : 2) ca. 5 mm hoch gefüllte Entwicklungskammer gestellt. Nach drei Läufen wurde die getrocknete Platte mit einer Indikatorlösung (0,5 g Thymol in 95 ml Ethanol und 5 ml 98% H₂SO₄) besprüht und 5 min bei 110 °C im Trockenschrank entwickelt. Die Farbreaenz ist zuckerspezifisch und färbt fruktosehaltige Zucker besonders intensiv an. Durch das

Mitlaufenlassen der Standards Raffinose (DP 3) und Stachyose (DP4) wurde der DP-Grad der WSC-Fractionen abgeschätzt. Die hochpolymere Inulin-Fraktion von *Cichorium intybus* wurde vom Laufmittel nur geringfügig transportiert. Fruktane konnten in Halm- und Ährenproben bis zu einem DP-Grad von ca. 6 aufgetrennt werden, während die Fruktangehalte im Blattmaterial für diese Methodik zu gering waren.

2.6.3.2 Überprüfung der Fruktanfraktion mittels saurer Hydrolyse

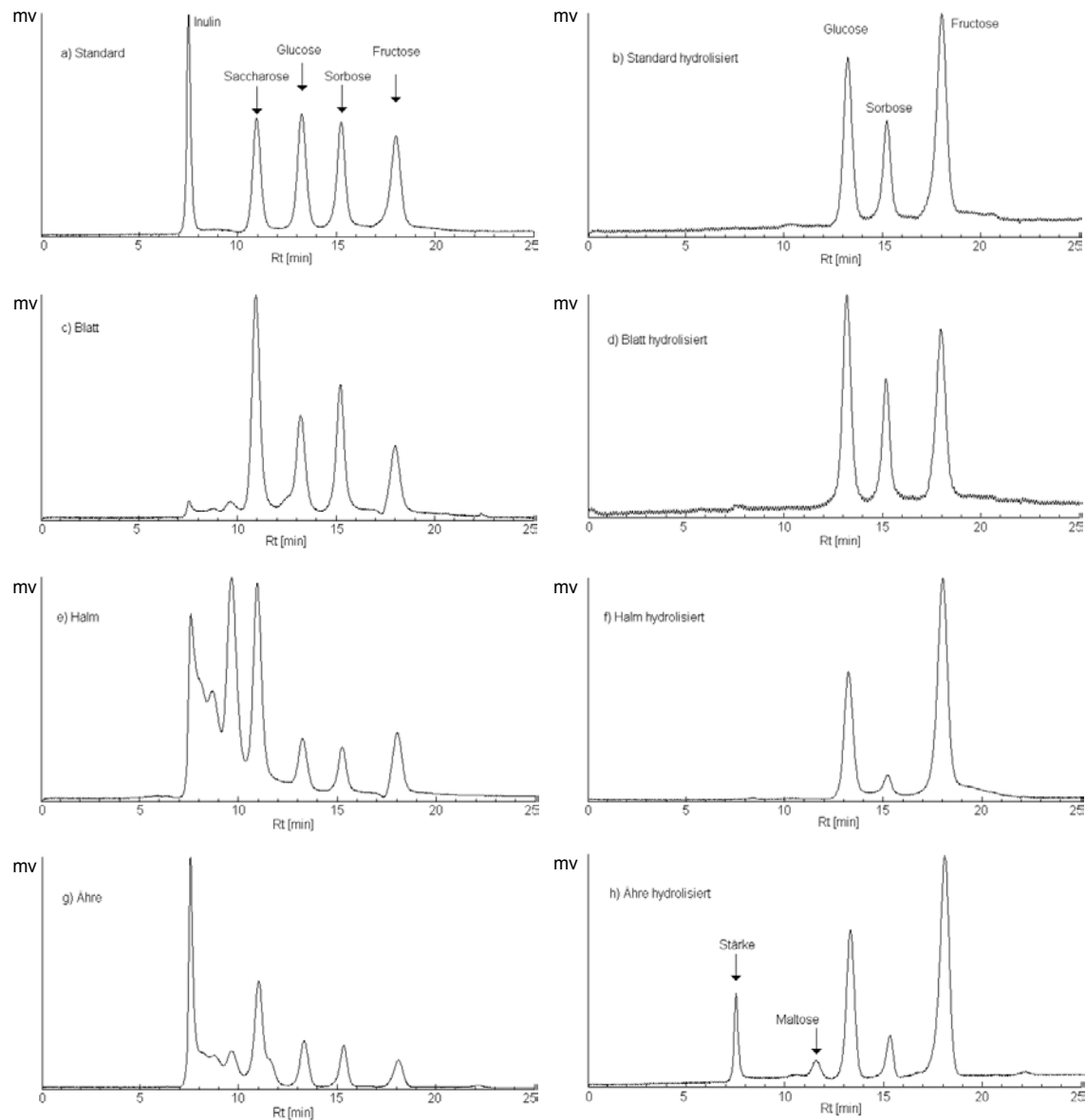
Zum qualitativen Nachweis von Fruktanen in den als Fruktanfraktionen definierten Retentionsbereichen (6,8 min bis 10,2 min) im Chromatogramm sowie zur Abschätzung des DP-Grades der Fruktane wurden chemische Hydrolysen von Probenextrakten durchgeführt. Die Fruktane werden dabei vollständig in ihre Monosaccharidbausteine Glucose und Fructose gespalten. Da durch das angewandte Verfahren Stärke nicht angegriffen wird, konnte in den stärkehaltigen Extraktionen vom Ährenmaterial durch den Vergleich hydrolysierter und unhydrolysierter Proben die Fruktanfraktion von der Stärkefraktion getrennt werden.

Zur sauren Hydrolyse wurden für die HPLC-Analytik aufgearbeitete exemplarische Proben der Fraktionen Blatt, Halm und Ähre, Standards von Stärke (ca. $0,5 \text{ g l}^{-1}$, unvollständig gelöst in A. bidest.) und Maltose (1 g l^{-1}), sowie die Extrakte der Ährenproben vom WS 65 1996 mit A. bidest. und $0,1 \text{ N H}_2\text{SO}_4$ im Verhältnis 1 : 1 : 2 versetzt ($0,5 \text{ ml Probe} + 0,5 \text{ ml A. Bidest} + 1 \text{ ml } 0,1 \text{ N H}_2\text{SO}_4$). Dieses Gemisch wurde 1 h bei 100°C im Wasserbad inkubiert, durch unsterile Cellulose-Acetat-Membranen der Porengröße $0,45 \mu\text{m}$ (Fa. Amchro-Restek) gefiltert und in $1,5 \text{ ml}$ Reaktionsgefäßen (Safe-Lock, Fa. Eppendorf, Nümbrecht) bis zur HPLC-Analytik bei -60°C gelagert. Die Spezifikationen der HPLC-Anlage und der Säule erlaubten eine direkte Analyse nicht-neutralisierter Proben dieses pH-Wertes (ca. pH 1,0).

Durch Hydrolyse in $0,1 \text{ N H}_2\text{SO}_4$ konnten Fruktane und Saccharose quantitativ in die Monosaccharide Glucose und Fructose überführt werden. Abb. 2.4 a und b zeigt die Chromatogramme einer exemplarischen Hydrolyse des Standard-Mixes. Die als Fruktanfraktion definierten Retentions-Bereiche bei Halm und Blattmaterial zeigten nach der Hydrolyse keine bestimmbar Restbestände (Abb. 2.4 c-f). Unter den Peakflächen sind demnach keine unhydrolysierbaren Stärkefraktionen oder andere Nicht-WSC verborgen. Stärke ließ sich mit diesem Verfahren nicht hydrolysieren, während ca. 20 % der Maltose zu Glucose umgewandelt wurde. Entsprechend wurden im Bereich der Retentionszeit von Stärke und Maltose bei hydrolysierten Ährenproben unter den Fruktan- und Saccharose-Peak verborgene Peakflächen sichtbar (Abb. 2.4 g und h).

Abb. 2.4

Vergleich der Chromatogramme von Originalproben (a, c, e, g) und hydrolisierter Proben (b, d, f, h). Aufgetragen wurden Standardsubstanzen sowie Proben von Halm-, Blatt- und Ährenmaterial (Anthese, Behandlung: 700ppm CO₂ / gut bewässert). Der höchste Peak bestimmt die Höhe der in relativen Einheiten skalierten Ordinatenachsen.



2.6.3.3 Überprüfung des HPLC-Eluats mit der Anthronmethode

Zur qualitativen Absicherung der als WSC-Komponenten definierten Peaks der HPLC-Chromatogramme sowie zur Identifizierung unbekannter Peaks wurden exemplarisch 100 µl einer typischen Blattextraktion (NF, WS 65, grüne Blattfraktion ohne Sorbosestandard) in 30 s-Abschnitten nach einem HPLC-Lauf in 0,3 ml Fraktionen im Bereich der Retention zwischen 4 min und 23 min aufgeteilt.

Die als Anthronmethode bezeichnete Analytik wurde nach dem Verfahren von YEMM UND WILLIS (1954) durchgeführt. An einem U-2000 Spectrophotometer (Fa. Hitachi) wurde die Extinktion bei 620 nm vermessen. Über die Erstellung einer Eichreihe mit D-Glucose wurde der Gesamtgehalt der in der Probe enthaltenen Kohlenhydrate berechnet (Abb. 2.5).

Abb. 2.5

Eichgerade zur Ermittlung des Gesamtgehaltes an Kohlenhydraten in Pflanzenextrakten mit der Anthronmethode. Daten der Eichgerade: $y = 74,6x - 5,83$; R^2 : 0,9989; $y = \mu\text{g Glucose ml}^{-1}$, $x = \text{Extinktion}$.

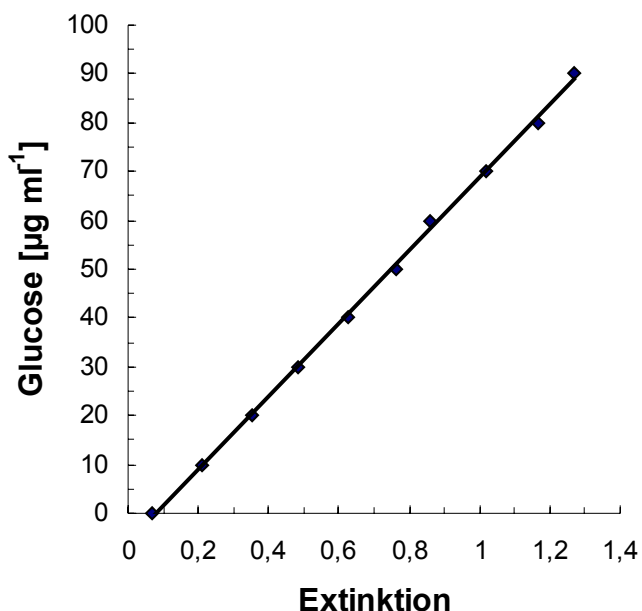
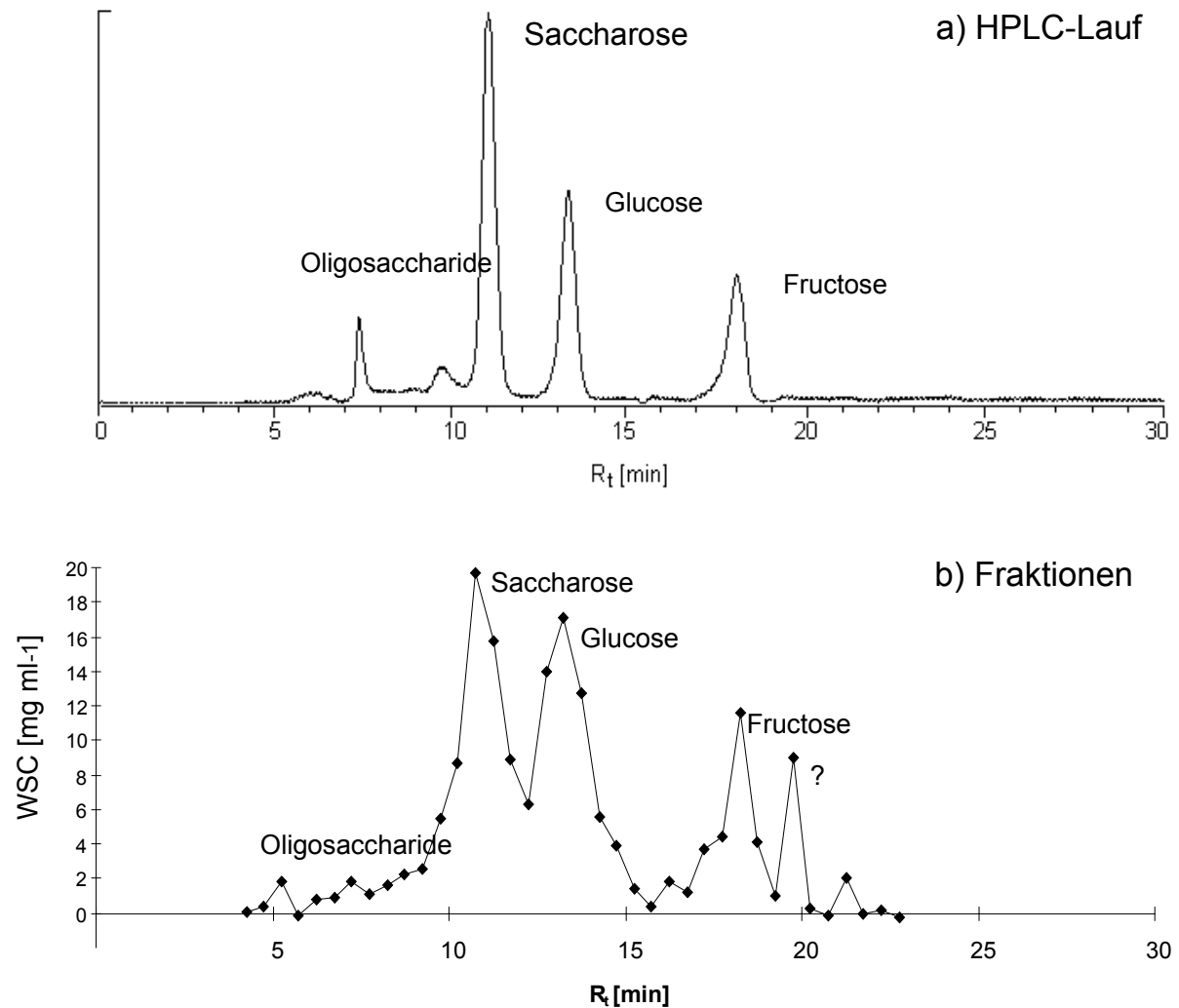


Abb. 2.6 zeigt im Vergleich das Originalchromatogramm sowie die mit der Anthronmethode analysierten WSC-Gehalte. Im Bereich der Retentionszeit von Sorbose konnte keine WSC-Komponente nachgewiesen werden, die Peaks von Saccharose, Glucose und Fructose dagegen finden sich eindeutig in der Auftragung der Fraktionierung wieder. Der "Fraktions-Peak" bei einer Retentionszeit zwischen 19,50 und 20,00 min konnte nicht identifiziert werden.

Abb. 2.6

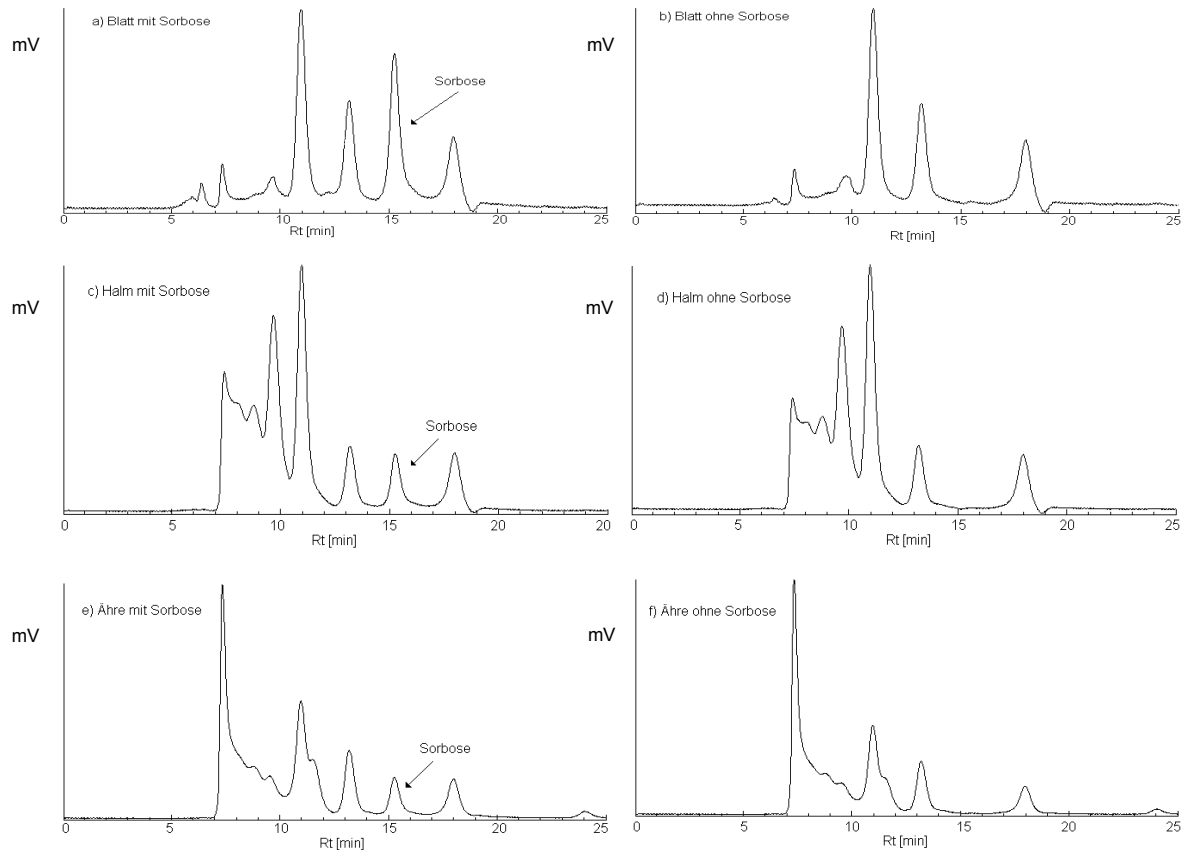
Vergleichende Darstellung eines HPLC-Chromatogramms (a) und einer mittels Anthronmethodik durchgeführten Fraktionsanalyse (b) der wasserlöslichen Kohlenhydrate (WSC) in Blattmaterial von Weizen. Die über die HPLC aufgetrennten Fraktionen wurden in 30s –Abständen aufgefangen, das Rautensymbol gibt jeweils die mittlere Retentionszeit an. Der höchste Peak bestimmt die Höhe der in relativen Einheiten skalierten Ordinatenachse des HPLC-Laufs.

**2.6.3.4 Überprüfung des internen Standards L (-) Sorbose**

Nach Analyse der ersten HPLC-Läufe und anhand von Literaturdaten zur verwendeten Säule wurde die offensichtlich nicht im Probenmaterial vorkommende L (-) Sorbose als interner Standard ausgewählt, da dieser Zucker bei einer von den anderen Peaks klar unterscheidbaren Retentionszeit eluiert. Zur Demonstration der Eignung von L (-) Sorbose als internem Standard wurden Blatt-, Halm- und Ährenproben exemplarisch mit und ohne L-Sorbose aufgearbeitet und an der HPLC analysiert. Abb. 2.7 zeigt einen Vergleich der HPLC-Chromatogramme jeder Fraktion mit und ohne Zusatz des internen Standards. Zur Retentionszeit von L (-) Sorbose (15,27 min) eluieren keine quantitativ nachweisbaren WSC-Komponenten (siehe auch Abb. 2.6). Das Verhältnis der nachweisbaren WSC (Fruktane, Saccharose, Glucose und Fructose) zueinander bleibt gleich bei Zusatz des Standards, der Standard ist demnach gegenüber den analysierten WSC-Komponenten chemisch inert beim angewandten Aufarbeitungsverfahren.

Abb. 2.7

HPLC-Chromatogramme der Fraktionen Blatt (grüner Blattanteil ohne Fahne; a und b), **Halm** (c und d) **und Ähre** (e und f) mit und ohne Zusatz des internen Standards L (-) Sorbose. Probenmaterial: Anthese 1996 / 700ppm CO₂ / gut bewässert. Der höchste Peak bestimmt die Höhe der in relativen Einheiten skalierten Ordinatenachsen.

**2.6.3.5 Analyse des Messfehlers bei Mehrfachbestimmungen**

Aus Kapazitätsgründen erfolgte die Aufarbeitung jeder Pflanzenprobe nur einmal. Zwei Blattproben wurden exemplarisch dreimal aufgearbeitet und innerhalb einer Messreihe vermessen. Dabei ergaben sich für die Gesamt-WSC-Konzentration des Probenmaterials Variationskoeffizienten von jeweils 8,9 % und 9,4 %. Weitere exemplarische Untersuchungen an zeitlich verschiedenen Aufarbeitungen zweier Halmproben ergaben bei 14 Monate auseinander liegenden Aufarbeitungen Differenzen im Gesamt-WSC Gehalt von 5,7 % und 7,4 %. Die routinemäßig durchgeführten beiden HPLC-Läufe einer Aufarbeitung unterschieden sich in den ermittelten Gesamt-WSC-Konzentrationen im Mittel um < 4 %. Bei den einzelnen Fraktionen war die Schwankungsbreite der abgetragenen Peakflächen umso größer, je geringer die absoluten WSC-Konzentrationen waren (siehe Tab. 2.14).

Tab. 2.14

Berechnung der prozentualen Abweichung der Peakflächen zweier direkt hintereinander durchgeführter HPLC-Läufe nach manueller Abtragung und Integration genannter Pflanzen- und WSC-Fraktionen sowie der berechneten WSCgesamt-Konzentrationen (Bezug auf Frischgewicht: FG). Integrierte Flächen in relativen Einheiten; Differenzen als prozentuale Abweichung (absolute Zahlen) des zeitlich gesehenen zweiten Laufs auf den ersten Lauf. Probenmaterial: Anthese 1996, n = 48.

		Fruktan DP>20	Fruktan DP3-20	Saccha- rose	Glucose	Sorbose	Fructose	WSC gesamt [mg / g FG]
Fahne	Fläche	43361	181250	752724	214998	225068	159619	36,8
	Differenz	5,82	3,95	1,11	4,20	4,57	8,46	3,67
Blatt _{grün}	Fläche	18433	61179	419331	196616	310752	160758	22,2
	Differenz	9,59	12,96	1,12	3,44	1,95	3,20	2,08
Halm	Fläche	720710	2636913	1667149	693731	229849	605003	86,2
	Differenz	1,39	1,00	1,07	2,77	3,87	4,13	3,69
Ähre	Fläche	1003642	1204140	1144985	422123	346472	282726	76,6
	Differenz	0,98	1,54	1,75	2,12	1,80	3,43	2,08
Ähre hydrolisiert	Fläche				302343	81257	530922	71,3
	Differenz				1,21	2,43	1,23	2,07

2.7 Auswertung und Datenbehandlung

Software

Auswertung und Dokumentation erfolgte mit den Betriebssystemen MS-DOS® 6.2, MS Windows™ für Workgroups und Windows™ 95 ausgestatteten Personalcomputern. Folgende Anwendungsprogramme wurden verwendet:

- HPLC-Auswertung: Integrator Software Version 5.1 (Nelson Systems, Cupertino, Kalifornien)
- Tabellenkalkulation: 1) Microsoft Excel™ 5.0
2) Lotus 123, Version 2.2 (Fa. Lotus)
- Statistikprogramm: 1) Microsoft Excel™ 5.0
2) Statgraphics™ Statistical Graphics System 2.6
3) WinSTAT® Version 3.0, Fa. Kalmia Co.Inc.
- Grafikprogramm: 1) Microsoft Excel™ 5.0
2) Corel DRAW!™ 5.00
3) Freelance Graphics für Windows™ 2.0 (Fa. Lotus)
- Textverarbeitung: Microsoft Word 6.0a
- Literaturverwaltung: Reference Manager® für Windows™ 7.00

Datenbehandlung / Statistische Auswertung

Aus der Auswertung des Bestandesversuchs im Jahr 1995 wurden zur Erndernte (WS 92) die Datensätze von vier OTC (also acht Ringe) wegen einer nachträglich festgestellten Undichtigkeit der Betonringe und daraus resultierenden undefinierbaren Wuchsanomalien herausgenommen. Als Block wurden jeweils benachbarte OTCs genommen, wobei Block 1 die jeweils südlicher exponierten und Block 2 die jeweils nördlich exponierten Kammern beinhaltet. Bei Fehlen einer eindeutigen Wirkung erhöhter O₃ – Konzentrationen wurden zur Schaffung einer größeren Datengrundlage die Datensätzen beider O₃ – Stufen einer Behandlungsvariante zusammengefasst.

Regressionsanalysen wurden als einfache lineare Regression durchgeführt. Varianzanalysen und Mittelwertsvergleiche - auf dem Prinzip der kleinsten signifikanten Differenz (LSD) auf dem 95% Niveau - wurden je nach Datensatz als ein- oder zwei-faktorieller Ansatz (Faktoren CO₂ , O₃ , H₂O, Block, Substrat) durchgeführt. P-Werte in Grafiken sind mit Symbolen gekennzeichnet: $P > 0,10$: ns (nicht signifikant), $0,10 > P > 0,05$: (*), $0,05 > P > 0,01$: *, $0,01 > P > 0,001$: **, $0,001 > P > 0,0001$: ***. Die Ergebnisse der LSD-Tests sind mit Buchstaben gekennzeichnet, gleiche Buchstaben kennzeichnen nicht signifikant unterscheidbare Mittelwerte. Für die Berechnung von Standardabweichungen (SA) wurde die Methode "Erwartungstreue Schätzung" oder "n-1" verwendet.

Beim CSTR-Versuch 1997 wurde wegen der geringen Probenzahl ($n = 3$ pro Mittelwert) auf einen Mittelwertsvergleich der Datensätze und weitere statistische Analysen der WSC-Gehalte verzichtet.

3 Ergebnisse

3.1 Klimabedingungen in den OTC

Die Klimabedingungen in den Versuchsjahren 1994-1996 unterschieden sich im Mittel nur geringfügig. Aufgeschlüsselt nach Wachstumsperioden ergaben sich jedoch charakteristische Unterschiede (siehe Tab. 3.1). So wurden - jahreszeitlich bedingt - in allen Versuchsjahren die höchsten Temperaturen und Strahlungsintensitäten während der Kornfüllung (WS 65 - EDKF) beobachtet. Die relativ frühe Aussaat im Jahr 1995 führte zu einer Verschiebung der Wachstumsphasen und einer Verlängerung der Bestockungsphase, wobei sich die Temperatursummen beim Durchlaufen der einzelnen Wachstumsphasen - zumindest im Vergleich zu 1996 - weniger unterschieden als die Anzahl der benötigten Tage.

Tab. 3.1

Physikalisches Klima (Temperatursumme, Lufttemperatur, T; relative Luftfeuchtigkeit, r.F.; PAR) in den OTC (Mittelwerte aller Behandlungen) während der angegebenen Wachstumsperioden (bezogen auf die NF / GB -Kontrolle) in den Jahren 1994-96. EDKF = Ende der Kornfüllung in NF/GB. WS 10: 50 % Auflaufen.

Periode	Tage [Anzahl]	Temperatur- summe [°C d ⁻¹]	T Mittel [°C]	T min [°C]	T max [°C]	r.F. mittel [%]	PAR mittel [μE m ⁻² s ⁻¹]
1994							
WS 10-31	24	341	14,2	9,4	19,1	76,8	250
WS 31-65	25	409	16,4	11,3	21,2	72,2	296
WS 65-EDKF	28	602	21,5	15,1	27,7	66,0	346
1995							
WS 10-31	37	518	14,0	7,8	21,3	67,5	289
WS 31-65	29	381	15,2	10,6	20,8	76,6	221
WS 65-EDKF	22	472	21,4	15,5	28,8	69,8	322
1996							
WS 10-31	28	458	16,3	10,8	23,3	78,6	239
WS 31-65	24	396	16,5	10,9	22,7	70,2	254
WS 65-EDKF	29	540	18,6	13,3	25,2	71,4	271

Eine nähere Analyse der in Kap. 2.3.1 (Tab. 2.3) genannten O₃ Konzentrationen zeigt deutliche Unterschiede der O₃ - Werte in den Versuchsjahren bei Aufschlüsselung nach Wachstumsphasen (Tab. 3.2). Während im Jahr 1994 die O₃ -Dosen der nicht dosierten Kontrolle in allen untersuchten Perioden gering (<< 1000 ppb h) waren, wurden im Jahr 1995 (WS 10-31, WS 65- EDKF) und im Jahr 1996 (WS 10-31) z.T. erhöhte O₃ -Dosen bzw. - Konzentrationen gefunden. Die höheren O₃ -Werte schlugen sich entsprechend deutlich in den entsprechenden Indizes der O₃ -zudosierten Kammern nieder. Im Jahr 1996 wurden aufgrund des höheren Dosierungsfaktors die höchsten dosierten Werte gefunden.

Die SO₂ und NO_x -Werte lagen im jeden Versuchsjahr im Mittel unter den für empfindliche (Kultur-) Pflanzen angegebenen Schwellenwerten zum Schutz der Vegetation vor Immissionen (UNECE-Werte: 30 μg m⁻³ SO₂ im Jahresmittel; NO₂ : 60 μg m⁻³) während der Vegetationsperiode (JÄGER *et al.*, 1989).

Tab. 3.2

Ozonkonzentrationen und Ozondosen (als AOT 40 -Werte) in den OTC (Mittelwerte aller Behandlungen, Kontrolle und zudosiert) während der angegebenen Wachstumsperioden in den Jahren 1994-96. WS und EDKF bezogen auf die Behandlung NF/GB. WS 10: 50 % Auflaufen.

Periode	Tage [Anzahl]	Kontrolle		O ₃ –Zudosierung	
		mittel [ppb]	AOT40 [ppbh]	mittel [ppb]	AOT40 [ppbh]
1994					
WS 10-31	24	22,1	152	30,8	1151
WS 31-65	25	18,2	67	29,5	1312
WS 65-EDKF	28	20,2	555	38,7	3389
1995					
WS 10-31	37	27,2	1387	40,3	6088
WS 31-65	29	20,9	139	28,4	976
WS 65-EDKF	22	27,2	1624	37,3	4265
1996					
WS 10-31	28	26,8	1423	52,8	9206
WS 31-65	24	24,6	415	48,6	6130
WS 65-EDKF	29	23,5	459	46,7	7059

Im Vergleich von Kammerklima und Außenbedingungen wurden in den OTCs in allen Jahren geringere PAR-Werte (im 24h-Mittel -24%), höhere Temperaturen (im Mittel + 1,7 °C, maximal +5,5°C), niedrigere relative Luftfeuchten (im Mittel -4,6 % absolut) und niedrigere O₃ -Konzentrationen (im Mittel -19,6%) bzw. O₃ - Dosen (als AOT 40 -Wert: -57 %) gefunden. Durch die konstruktionsbedingt vorgegebene Luftzirkulation herrschen in den Kammern im Gegensatz zum Freiland gleichmäßig Windbedingungen. Die teilweise bis zu sieben Tagen hintereinander dauernde Verwendung von Gaswechselmesskammern auf den Ringen in den Jahren 1995 und 1996 hatte während dieser Perioden einen weiteren Strahlungsverlust (ca. -15% Transmission), erhöhte Temperaturen (ca. + 1 °C) und niedrigere Luftfeuchten zur Folge (siehe BURKART, 1998).

3.2 Pflanzenentwicklung

3.2.1 Wachstumsverlauf

3.2.1.1 Pflanzenhöhe

Die Haupthalmlänge wurde in allen drei Versuchsjahren und allen Wuchsstadien durch erhöhte CO₂ - Konzentrationen signifikant gesteigert und durch Trockenstress signifikant gesenkt (Tab. A-1, A-2 und A-3, Auszug in Tab. 3.3). Erhöhte O₃ -Konzentrationen hatten in den Versuchsjahren mit niedriger Zudosierung (1994 und 1995) einen signifikant positiven Einfluss auf die Halmlänge, während 1996 die hohe O₃ - Zudosierung zum WS 31 zu signifikant erniedrigten Halmlängen gegenüber den Behandlungen ohne erhöhte O₃ - Konzentrationen führte. Höhere CO₂ - Konzentrationen wirkten dieser negativen O₃ - Wirkung entgegen (signifikante Wechselwirkung zum WS 65 im Jahr 1996). Auf Torfsubstrat wuchsen die Haupthalme im Mittel um 11 cm (\equiv +12 %) signifikant höher als auf lehmigen Sand (Topfversuch 1994). Im Mittel aller Behandlungen und bei ausreichender Bewässerung

wuchsen zwischen Anthese und Ernte die Halme um +8,4 cm (1995) bzw. um +4,8 cm (1996).

Tab. 3.3

Pflanzenhöhen (Halm inkl. Ähre) der Behandlungen NF, O₃ und +320 in den Jahren 1994-96 zur Ernte. Wegen der hohen Variabilität der Einzelwerte wurden 1995 die Mittelwerte der maximalen Halmhöhen eines Ernteabschnitts aus je fünf Pflanzen verwendet

Jahr	gut bewässert (GB)			Trockenstress		
	NF	O ₃	+320	NF	O ₃	+320
1994 absolut [cm] ¹⁾	79,8	84,5	93,1	66,7	72,0	76,7
relativ zu NF / GB [%]	-	+5,9	+16,7	-16,4	-9,8	-3,9
1995 absolut [cm]	98,6	100,3	105,0	97,0	97,9	106,6
relativ zu NF / GB [%]	-	+1,7	+6,5	-1,6	-0,7	+8,1
1996 absolut [cm]	85,9	87,6	91,7	86,5	82,1	93,0
relativ zu NF / GB [%]	-	+2,0	+6,8	0,7	-4,4	+8,3
Mittel						
absolut [cm]	88,1	90,8	96,6	83,4	84,0	92,1
relativ zu NF / GB [%]	-	+3,1	+9,7	-5,3	-4,7	+4,5

¹⁾ Substratvariante IS

3.2.1.2 Blatterscheinungsrate und Phyllochron

Die Bestimmung der Erscheinungsrate der Blätter (mit entfalteter Ligula) am Hauptstängel ergab in keinem Versuchsjahr einen eindeutigen Behandlungseffekt (Tab. A-4, A-5 und A-6). An den jeweiligen Zählterminen konnten zwar signifikante Unterschiede ermittelt werden, allerdings waren auch signifikante Blockeffekte zu verzeichnen, so dass keine abgesicherte Aussage über die Wirkung erhöhter CO₂ - und O₃ - Konzentrationen, des Substrates und der Wasserversorgung getroffen werden kann. Zur Bestimmung des Phyllochrons wurden deshalb alle Werte eines Zähltages zusammengefasst. Die Abhängigkeit der Blatterscheinungsrate von der Temperatursumme konnte in allen drei Jahren als lineare Beziehung bei Bestimmtheitsmaßen > 0,98 beschrieben werden. Das seasonspezifische Phyllochron unterschied sich allerdings und reichte von 68,5 °C d (1994) bis 95,2 °C d (1995) bei einem mittleren Intervall von 81,3 °C d (Tab. 3.4, Abb. 3.1).

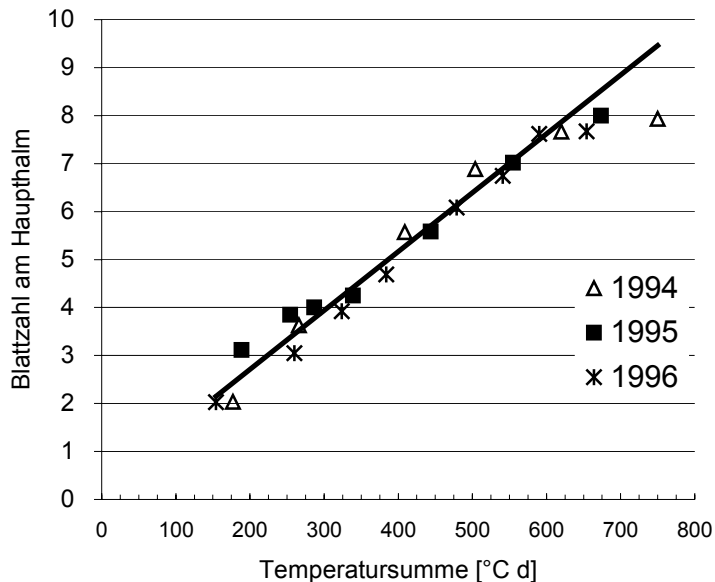
Tab. 3.4

Phyllochronintervall und Parameter der zur Berechnung verwendeten linearen Regressionsgeraden in den Jahren 1994, 1995 und 1996. Die Bestimmung erfolgte am Haupthalm aus den Mittelwerten aller Behandlungen (n = 12) bis zum Erscheinen des siebten Blattes. Parameter der Geraden $y = m \cdot x + b$: y = Blattzahl, x = Temperatursumme in °C d ab WS 10, X² = Bestimmtheitsmaß.

Parameter	Jahr			
	1994	1995	1996	1994-96
Zeitpunkte (Anzahl)	4	6	6	16
M	0,0146	0,0105	0,0126	0,0123
B	-0,046	1,028	-0,072	0,262
X ²	0,997	0,982	0,995	0,964
P-Wert	0,002	0,001	0,000	0,000
Phyllochron- intervall [°C d]	68,5	95,2	79,4	81,3

Abb. 3.1

Beziehung zwischen Blattzahl und akkumulierter Temperatursumme in den Jahren 1994, 1995 und 1996 ab WS 10. Jeder Datenpunkt repräsentiert den Mittelwert aller untersuchten Behandlungen ($n = 12$). Die Regressionsgerade beinhaltet die Werte aller drei Versuchsjahre bis zur Entwicklung von Blatt sieben ($Y=0,011X + 0,658$; $R^2 = 0,96$; Phyllochronintervall: $81,3^\circ\text{C d pro Blatt}$).

**3.2.1.3 Blattzahl pro Halm**

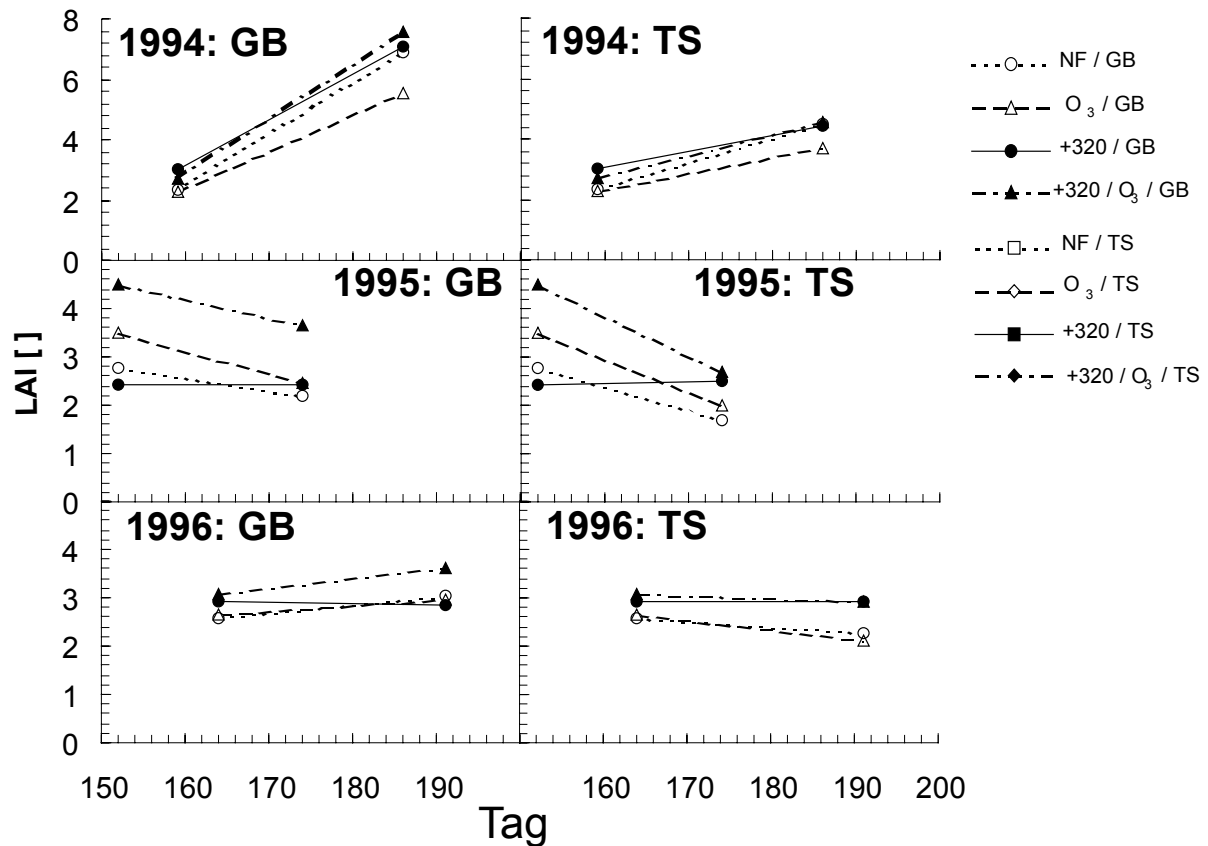
Erhöhte CO_2 – Konzentrationen hatten in keinem Jahr eine signifikante Wirkung auf die maximale Blattzahl pro Haupthalm. 93 % der untersuchten Topfpflanzen im Jahr 1994 entwickelten das Fahnenblatt als achtes Blatt, sonst wurden in diesem Versuchsjahr sieben Blätter ermittelt bei einem statistisch signifikanten Einfluss von erhöhten O_3 – Konzentrationen (positive Wirkung) und Trockenstress (negative Wirkung) auf die maximale Blattzahl des Haupthalms (siehe Datum "29.06." in Tab. A-4). Bei den Bestandespflanzen konnte in den Jahren 1995 und 1996 keine eindeutigen Effekt der Behandlungen auf die maximale Blattzahl ermittelt werden. Während im Jahr 1995 bei allen Bonitурpflanzen acht Blätter gezählt wurden, wurde im Jahr 1996 bei 32% der untersuchten Pflanzen das Fahnenblatt bereits als siebtes Blatt identifiziert (siehe Datum "08.06." in Tab. A-5 und Datum "21.06." in Tab. A-6).

3.2.1.4 Blattflächen

Die Entwicklung und Aufrechterhaltung der Blattfläche war abhängig von den Behandlungen und Anzuchtbedingungen (Tab. A-7, A-8, A-9 und Abb. 3.2). Getopfte Pflanzen bildeten insbesondere auf Torfsubstrat einen höheren LAI aus als die simulierten Ringbestände. Erhöhte CO_2 – Konzentrationen steigerten den LAI in allen drei Versuchsjahren, die größten relativen CO_2 – Effekte auf die ausgebildete Blattfläche waren jeweils in den frühen Wuchsstadien zu verzeichnen. Die Wirkung erhöhter O_3 – Konzentrationen auf die Blattfläche war abhängig von der O_3 – Dosis, den Anzuchtbedingungen und dem Entwicklungsstadium der Weizenpflanzen. Bei relativ niedrigen O_3 – Zudosierungen im Jahr 1994 (Topfversuch) und bei hohen O_3 Zudosierungen im Bestandesversuch (1996) wurden bei Normal- CO_2 geringere Blattflächen gegenüber der Kontrollbehandlung gefunden. Im Jahr 1995 konnten dagegen positive Wirkungen der relativ geringen O_3 – Zudosierung auf den LAI bei normalen und erhöhten CO_2 – Konzentrationen ermittelt werden. Trockenstress hatte in allen Versuchsjahren eine Verringerung des LAI zur Folge, gleichzeitig erhöhte CO_2 – Konzentrationen wirkten diesem Trend entgegen.

Abb. 3.2

Wirkung erhöhter CO₂ – und O₃ – Konzentrationen sowie Trockenstress auf den Blattflächenindex (LAI_{gesamt}) in drei Versuchsjahren. Der LAI wurde destruktiv zu den Ernten der WS 31 und WS 65 ermittelt. 1994: Substratvariante IS. Beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.



3.2.1.5 Blattseneszenz

Die Blattseneszenz wurde durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen bis auf wenige Ausnahmen leicht beschleunigt. Blattschäden und eine verfrühte Blattseneszenz bei erhöhten O₃ – Konzentrationen wurden in allen drei Versuchsjahren insbesondere in den Wuchsstadien vor der Anthese gefunden (Tab. A-10). Trockenstress hatte in allen Versuchsjahren eine Beschleunigung der Blattseneszenz zur Folge, gleichzeitig erhöhte CO₂ – Konzentrationen wirkten diesem Trend entgegen. Im Jahr 1995 während der Kornfüllung durchgeführte Analysen der Fahnenblattseneszenz ergaben eine beschleunigte Blattseneszenz unter erhöhten CO₂ - und O₃ - Bedingungen bei guter Bewässerung (Tab. A-11). Zum WS 31 im Jahr 1996 wurden im Vergleich zu den Vorjahren relativ hohe Anteile seneszenten Blattflächen beobachtet (Tab. A-12, Abb. 3.3 u. 3.4). Diese hohen Werte fallen zusammen mit einer am 03.06. durchgeführten AHL-Blattdüngung in Kombination mit einem Fungizid. Eine positive Wechselwirkung zwischen erhöhten O₃ – Konzentrationen und erhöhten CO₂ – Konzentrationen konnte insbesondere im Jahr 1996 ermittelt werden.

Abb. 3.3

Wirkung erhöhter CO_2 – und O_3 – Konzentrationen sowie Trockenstress auf den Anteil seneszenten Blattfläche in drei Versuchsjahren. Die seneszenten Blattflächen wurden destruktiv zu den Ernten der WS 31 und WS 65 ermittelt. 1994: Substratvariante IS. Beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.

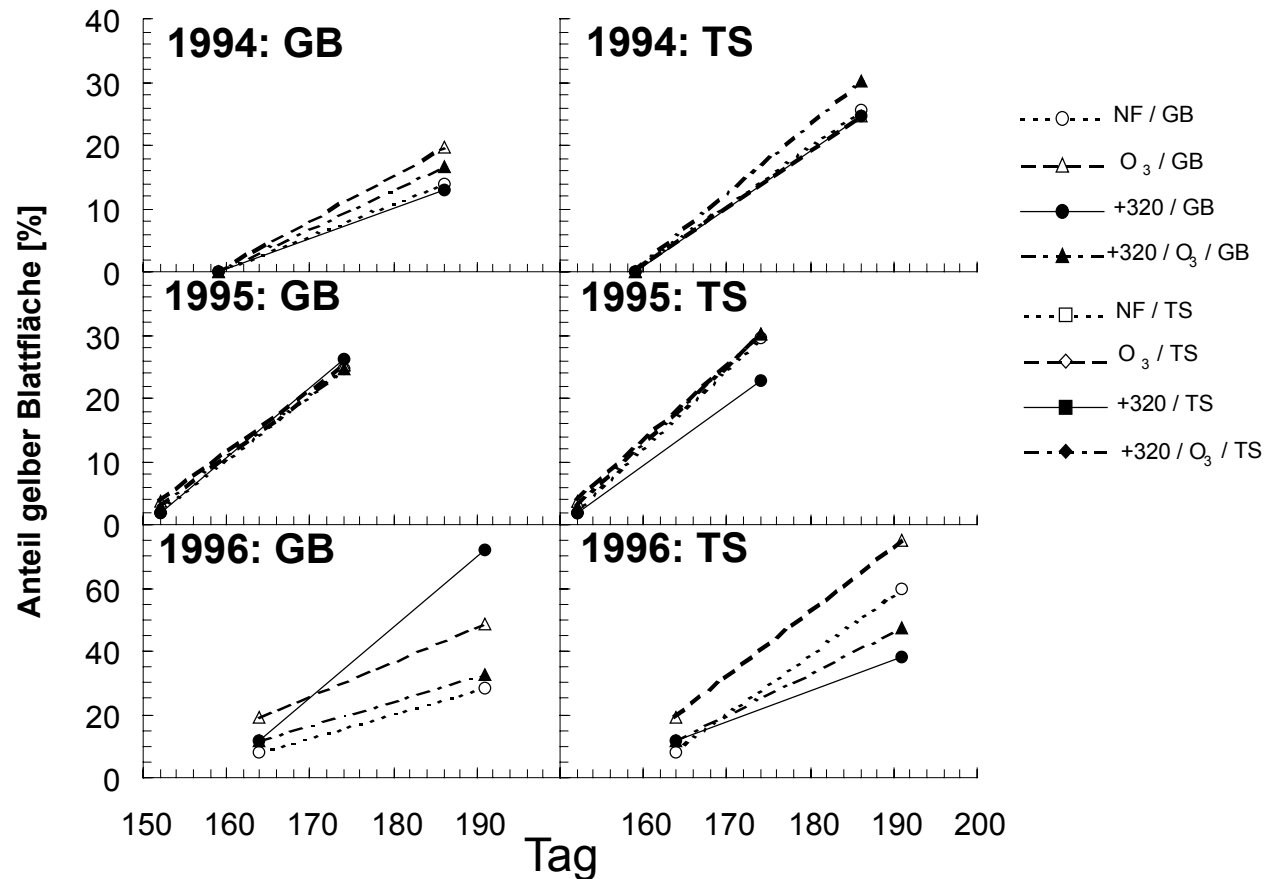
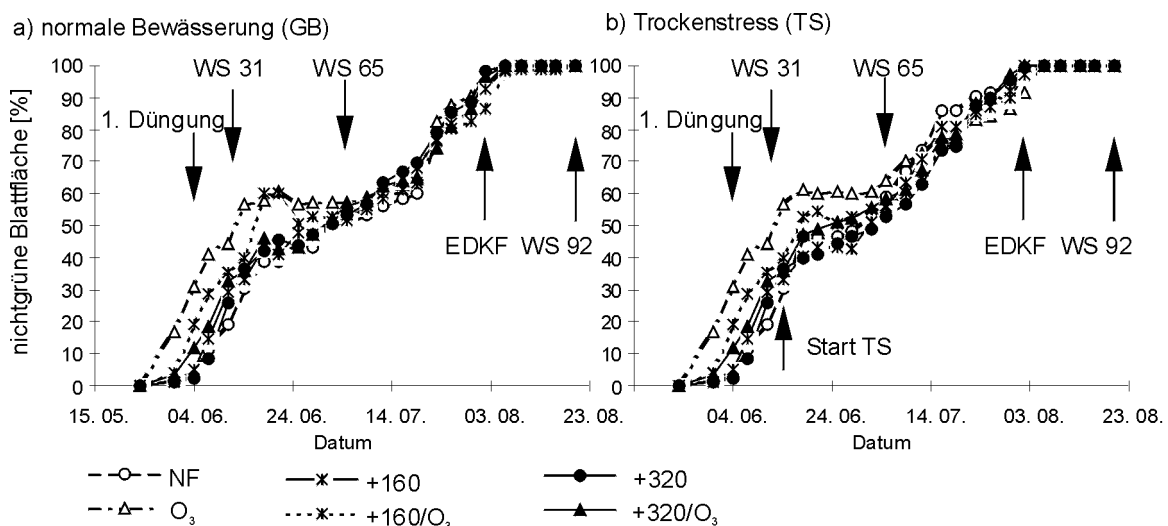


Abb. 3.4

Blattseneszenz vom 20.05. - 20. 08. 1996 dargestellt als geschätzte Anteile der nichtgrünen Blattfläche vom Haupthalm. Bis zum Start der Trockenstressbehandlung (14.06.): n = 10 pro Block, sonst n = 5 pro Block. Die genannten CO_2 - und O_3 -Behandlungen sind getrennt aufgetragen: a) gut bewässerte Varianten; b) Trockenstressvarianten.



Bonitierungen im Rahmen der Quellen / Senken – Manipulationen (Kap. 3.3.4.1, Tab. 3.6) belegten an unmanipulierten Pflanzen eine Beschleunigung der Blattseneszenz um durchschnittlich 3 – 5 Tage durch Trockenstress, allerdings keine Wirkung erhöhter CO_2 – Konzentrationen.

3.2.1.6 Bestockung, Halm- und Ährenzahlen

Unter erhöhten CO_2 – Konzentrationen wurde in allen Versuchsjahren während der Bestockung mehr Halme angelegt und im Ontogenieverlauf mehr ährentragende Halme gebildet (Tab. A-13 bis A-19, Abb. 3.5 u. 3.6). Erhöhte O_3 – Konzentrationen hatten beim Topfversuch 1994 signifikant negative Auswirkungen auf Halm- und Ährenzahl, bei den Bestandesversuchen dagegen konnten sowohl bei geringen O_3 – Zudosierungen (1995) als auch bei hohen O_3 – Zudosierungen (1996) z.T. signifikant höhere Halm- und Ährenzahlen im Vergleich zu Kammern ohne künstliche O_3 – Erhöhung festgestellt werden. Der nach der ersten Bestockungsphase gesetzte Trockenstress wirkte sich in allen drei Versuchsjahren negativ auf die Überlebensrate der Nebentriebe aus und führte zu verringerten Ährenzahlen, erhöhte CO_2 – Konzentrationen wirkten diesem Trend entgegen. Im Jahr 1994 war beim sandigen Substrat die Anzahl der Halme durch Abwerfen bis zur Ernte rückläufig, beim Torfsubstrat fand dagegen eine 2. Bestockungsphase statt, die dabei gebildeten Ähren gelangten jedoch nicht zur Reife.

Abb. 3.5

Wirkung erhöhter CO_2 – und O_3 – Konzentrationen sowie Trockenstress auf die Ährenzahlen in drei Versuchsjahren. 1994: Substratvariante 1S. Beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse.

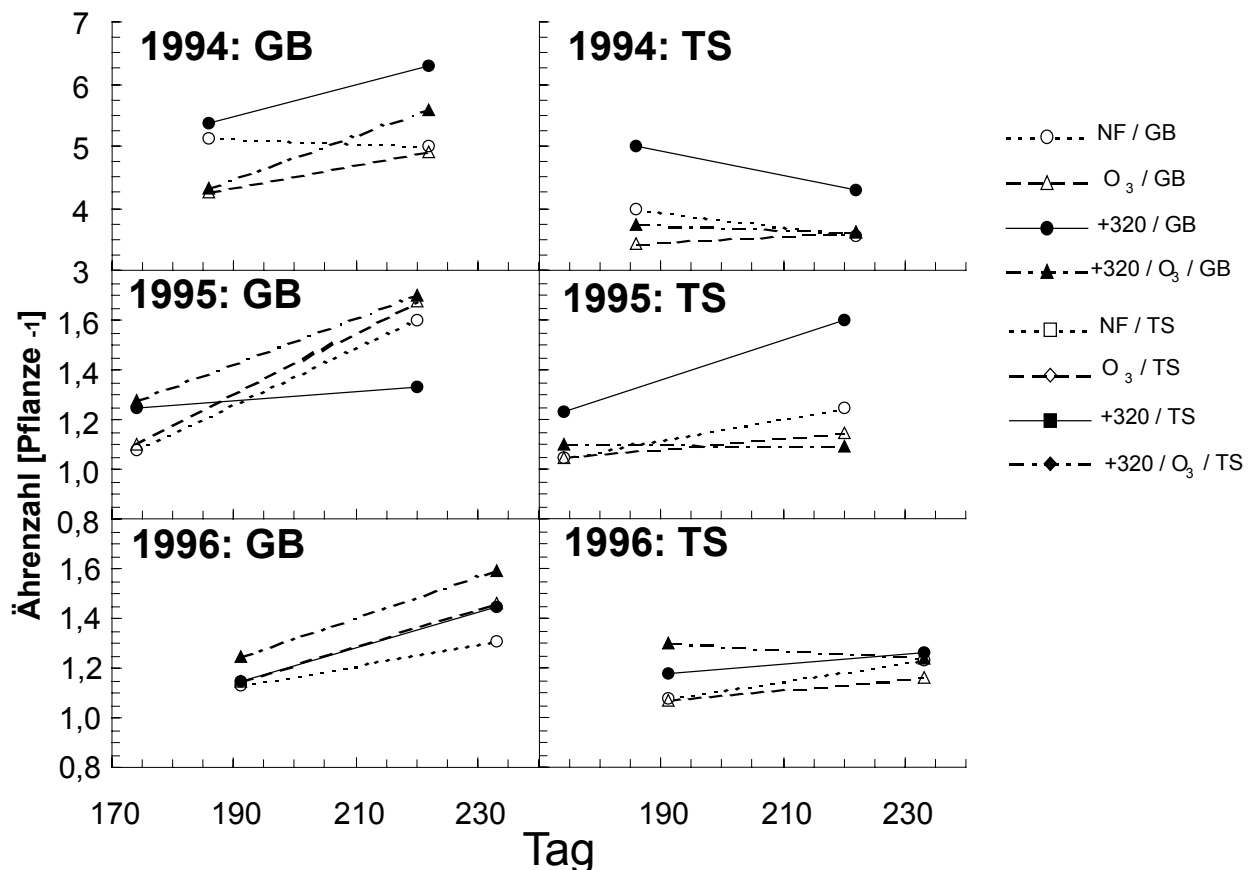
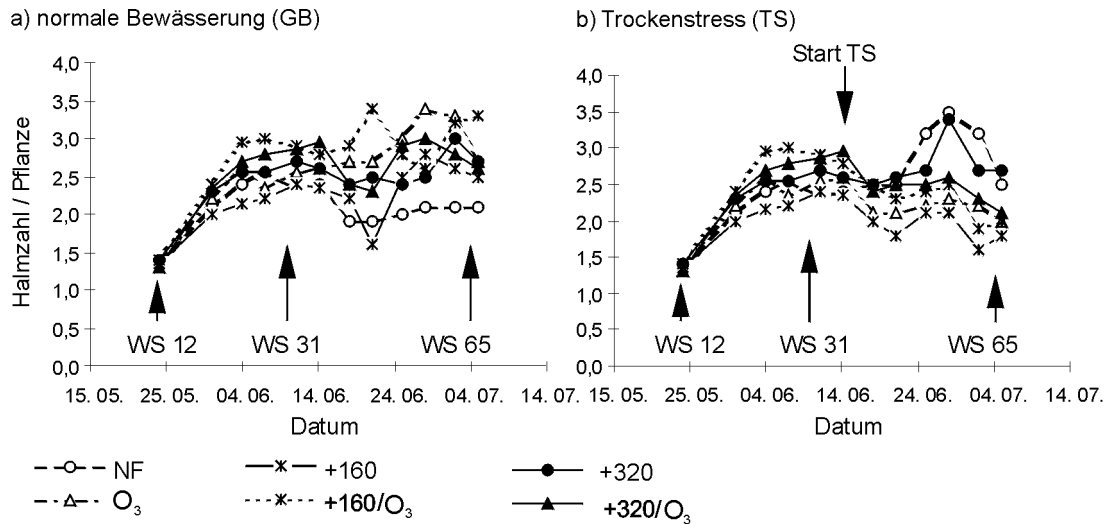


Abb. 3.6

Entwicklung der Halmzahlen (nur vitale Halme) vom 24.05. bis zur Anthese im Jahr 1996. Werte bis zum 14.06. gemittelt aus beiden Bewässerungsvarianten ($n = 20$). Ab dem 14.06. (Start Trockenstress) getrennte Datenbehandlung ($n = 10$). Die genannten Behandlungen sind getrennt aufgetragen: a) gut bewässerte Varianten; b) Trockenstressvarianten.

**3.2.1.7 Kornfüllung**

Das Ende der Kornfüllung (EDKF) wurde im Jahr 1996 durch erhöhte CO₂ –Konzentrationen und Trockenstress beschleunigt (Tab A-21). Die Wirkung erhöhter O₃ –Konzentrationen auf die Kornfüllungsrate war dagegen indifferent. In den Jahren 1994 und 1995 konnten keine aussagekräftigen Datensätze hinsichtlich der Behandlungseffekte gewonnen werden. Zum ersten Probennahme-Termin im Jahr 1994 war die Kornfüllung bereits abgeschlossen. Als EDKF-Termin für dieses Jahr wurde deshalb der 27.07. (2 Tage vor dem ersten Probennahme-Termin) festgesetzt. Im Jahr 1995 wurden aus Kapazitätsgründen nur ausgesuchte Behandlungen hinsichtlich der Kornfüllung untersucht (siehe Tab. A-20).

3.2.2 Chlorophyllbestimmungen

Im Jahr 1996 wurden an Fahnenblättern von Haupthalmen die Chlorophyllkonzentrationen während der Kornfüllung bestimmt (Tab. A-52, grafische Darstellung: Abb. 3.7). Zur Anthese (GS 69) wurden Chlorophyll-Konzentrationen zwischen 419 und 583 mg m⁻² Blattfläche ermittelt, die niedrigeren Werte wurden unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen gemessen (P-Wert für CO₂ : 0,0007), während erhöhte O₃ – Konzentrationen (P = 0,13) und Trockenstress (P = 0,84) keine signifikante Wirkung auf die Chlorophyllkonzentration zum Ende der Anthese hatten. Im Mittelwertsvergleich allerdings unterschieden sich in der Kontrolle (NF / NF) die Werte der Bewässerungsvarianten signifikant (GB: 481; TS: 583 mg m⁻²).

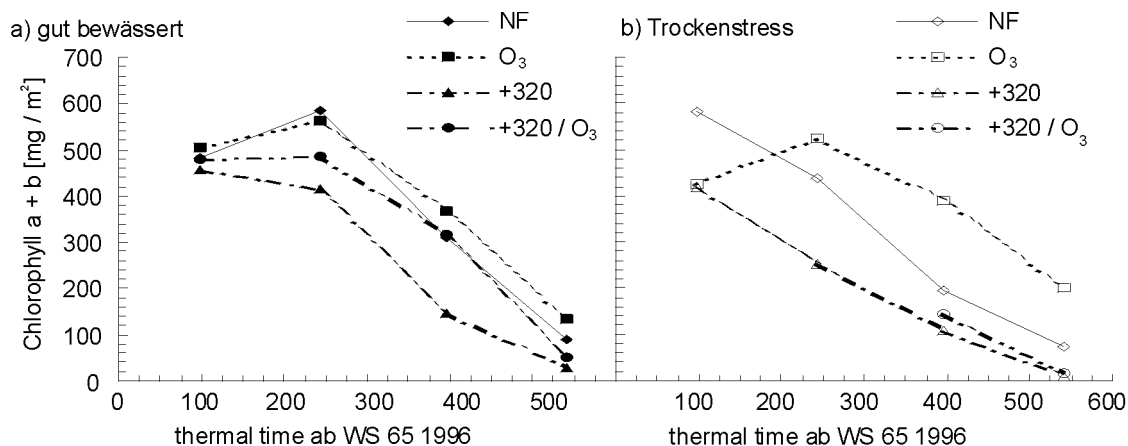
Im weiteren Wachstumsverlauf wurde bei allen Terminen ein signifikant negativer CO₂ – Effekt ermittelt, während für O₃ ein Trend zu höheren Chlorophyllkonzentrationen gefunden wurde (signifikant am 26.07.) und Trockenstress im Trend mindernd auf den Chlorophyllgehalt wirkte (signifikant am 18.07 und 26.07.). Eindeutig interpretierbare Wechselwirkungen der Faktoren CO₂, O₃ und H₂O wurden nicht gefunden.

Bei einer Temperatursumme von 243 °C d nach der Anthese konnte für die Varianten NF / TS und +320 / TS ein Chlorophyllverlust gegenüber der Messung zur Anthese ermittelt werden,

unter gut bewässerten Bedingungen und bei der Variante O_3 / TS wurden dagegen ähnliche oder leicht erhöhte Werte im Vergleich zur Anthese gefunden. Der ab diesem Zeitpunkt eintretende Chlorophyllverlust konnte durch die Bestimmung des Chl_{50} – Wertes verfolgt werden. Für die als Vergleich dienende ungestresste Kontrolle (NF / NF / GB) wurde für die Kenngröße Chl_{50} ein Wert von 440 °C d ermittelt (unter Trockenstress: 310 °C d). Bei stark erhöhten CO_2 – Konzentrationen (+320 ppm) konnten bei beiden Bewässerungsvarianten schnellere Chlorophyllabbauraten ermittelt werden (Chl_{50} : - 40 bis -100 °C d). Bei +160 ppm CO_2 wurde unter gut bewässerten Bedingungen kein eindeutiger Effekt gefunden (+20 °C d), unter Trockenstress standen nicht genug Daten für eine Auswertung der Chl_{50} Werte bei dieser CO_2 – Stufe zur Verfügung. Erhöhte O_3 – Konzentrationen verlängerten bei allen ermittelten Wertepaaren die Chlorophyllerhaltung (Chl_{50} für NF / O_3 / GB: +20, +320 / O_3 / GB: +90; NF / O_3 / TS: +200 °C d jeweils im Vergleich zur Variante ohne zusätzlicher O_3 - Begasung).

Abb. 3.7

Wirkung erhöhter CO_2 – Konzentrationen, erhöhter O_3 – Konzentrationen und Trockenstress auf die Chlorophyllkonzentrationen im Fahnblatt in Abhängigkeit von der Temperatursumme (thermal time) nach der Anthese.



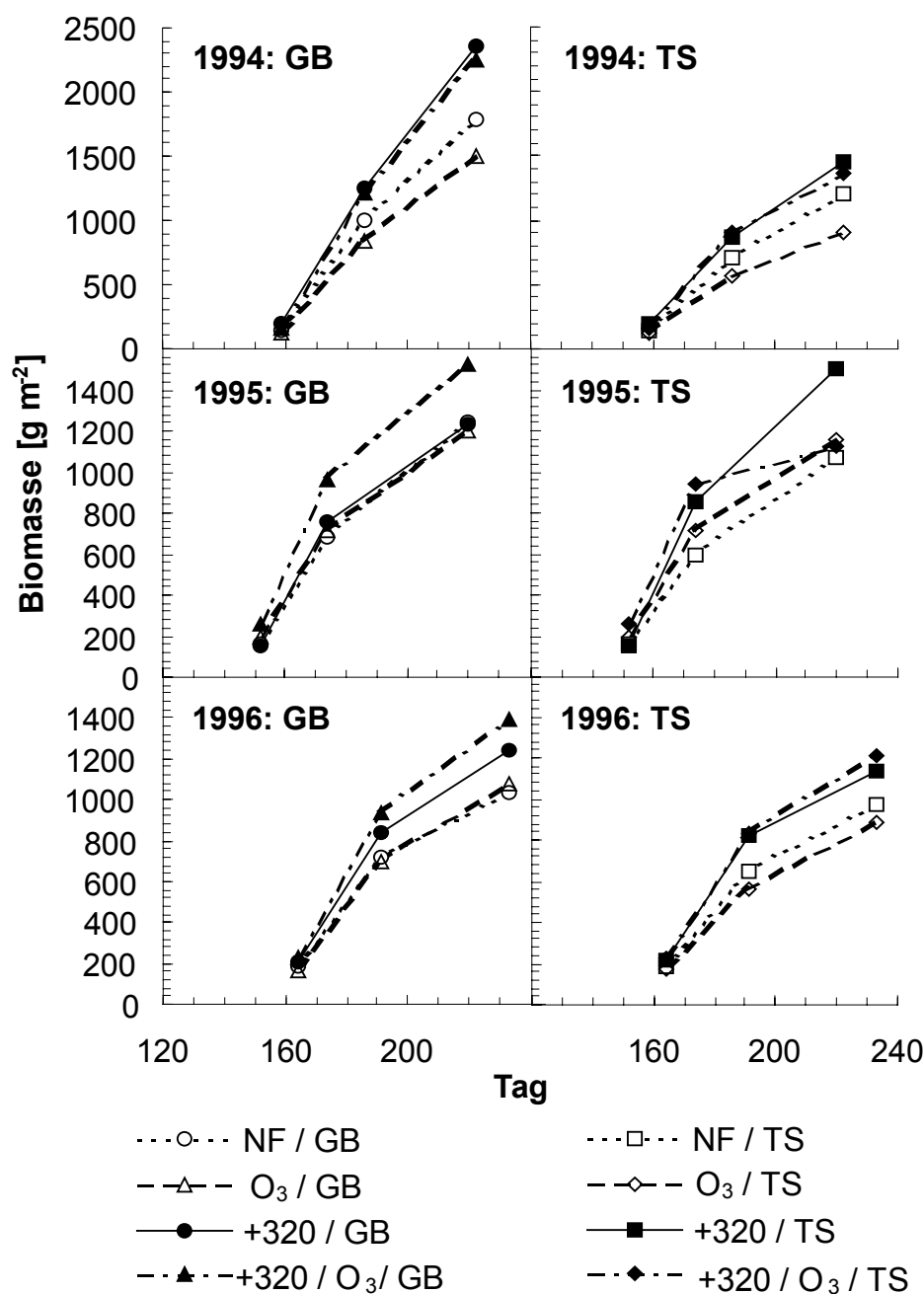
3.3 Biomassen und Erträge

3.3.1 Oberirdische Biomassen

In allen Versuchsjahren erfolgte bei Ernten zu den Wuchsstadien 31, 65 und 92 im Ontogenieverlauf ein Zuwachs an Biomasse (Abb. 3.8). Erhöhte CO_2 – Konzentrationen wirkten in allen Versuchsjahren insbesondere in Bezug auf die Halmfraktion steigernd auf die Biomassenbildung. Im Mittel aller Versuchsjahre betrug der Biomassezuwachs bei der höchsten CO_2 – Stufe +21 % (Vergleich +320/GB zu NF/GB, 1994: nur IS, 1995: beide O_3 – Varianten).

Abb. 3.8

Wirkung von erhöhten CO_2 – und O_3 – Konzentrationen und von Trockenstress auf die oberirdische Biomasse im Ontogenieverlauf in drei Versuchsjahren. Beachte die unterschiedliche Skalierung der Y-Achse. Bezug auf m^2 Grundfläche.



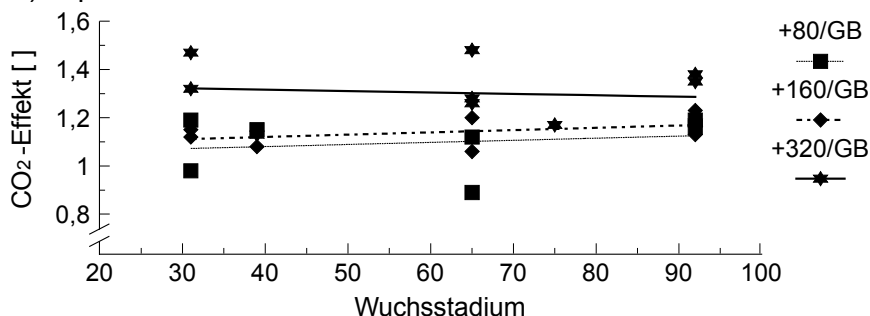
Unter Ozon-Anreicherung wurden bei getopften Pflanzen i.d.R. geringere Biomassen ermittelt, während die Bestände nicht (1995) oder nur in frühen Wuchsstadien (1996) nachweisbar mit geringeren Biomassen auf die O_3 - Zudosierung reagierten. Eine Einschränkung der Wasserversorgung hatte in allen Versuchsjahren spätestens zur Ernte verringerte Biomassen zur Folge. Erhöhte CO_2 - Konzentrationen konnten die Wirkung von O_3 - Belastung und Trockenstress mildern oder aufheben.

Eine Abhängigkeit des Biomassen-steigernden Effektes durch erhöhte CO_2 - Konzentrationen vom Wachstumsstadium konnte nicht nachgewiesen werden. So ergab sich bei Bestimmtheitsmaßen (R^2 - Werte) der Regressionsanalysen zwischen 0,01 und 0,29 im Ontogenieverlauf kein eindeutiger CO_2 - Effekt (Abb. 3.9). Der relative CO_2 - Effekt war bei den Topfversuchen bei der Dosierungsstufe +320 am stärksten (Abb. 3.9 a), während sich aus dem Verlauf der Regressionsgeraden der Bestandesversuche (Abb. 3.9 b) der stärkste CO_2 - Effekt dieser Anzuchtmethode bei +160 ppm CO_2 ableiten ließ.

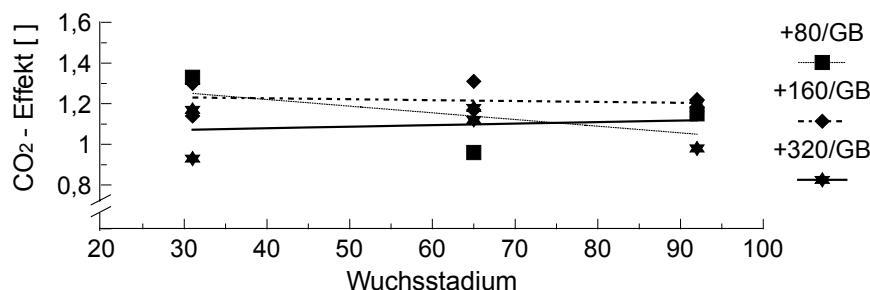
Abb. 3.9

Wirkung erhöhter CO_2 -Konzentrationen auf die oberirdische Biomasse (Trockengewichte) im Wachstumsverlauf bei ausreichender Bewässerung. Relative Darstellung in Bezug auf Umgebungs - CO_2 (Kontrolle NF / GB = 1,00). Die Linien stellen lineare Regressionen der genannten CO_2 - Behandlungen dar. Topfversuche, +80: $Y = 0,00086x + 1,05$, $R^2 = 0,04$; +160: $Y = 0,00094x + 1,08$, $R^2 = 0,17$; +320: $Y = -0,00054x + 1,34$, $R^2 = 0,01$; Bestände, +80: $-0,00321x + 1,35$, $R^2 = 0,29$; +160: $-0,000044x + 1,24$, $R^2 = 0,03$; +320: $Y = 0,00075x + 1,05$, $R^2 = 0,03$.

a) Topfversuche 1994 und 1996



b) Bestände 1995 und 1996



3.3.1.1 Versuchsjahr 1994

Die für die Topfversuche 1994 ermittelten oberirdischen Biomassen (OBM) sind im Anhang getrennt nach Wuchsstadien aufgeführt (WS 31: Tab. A-22, WS 39: Tab. A-24, WS 65: Tab. A-25, WS 75/80: Tab. A-27, WS 92: Tab. A-28). Auf Torfsubstrat wurden zu allen Wuchsstadien größere Gesamt-Biomassen (oberirdisch) gefunden, mit Ausnahme der

Blattfraktion zum WS 31 waren alle Pflanzenteile an dieser Steigerung signifikant beteiligt. Stark erhöhte CO_2 – Konzentrationen (+320 ppm CO_2) wirkten zu allen Wuchsstadien erhöhend auf die Biomassebildung. Den Zwischenstufen +80 und +160 ausgesetzte Pflanzen bildeten z.T. mehr (Torfsubstrat: WS 31, WS 39 und WS 65; WS 92, GB), gleich viel (IS: WS 31) oder weniger Biomasse (WS 65, Substrat IS; WS 92, Substrat IS, TS) als bei normalen CO_2 – Konzentrationen angezogene Pflanzen. Von allen Fraktionen wurde die Halmfraktion durch erhöhte CO_2 – Konzentrationen proportional am stärksten gefördert, z.B. stieg bei der Behandlung IS / GB zum WS 65 der Anteil der Halmmasse an der gesamten OBM von 53 % (NF) auf 59 % (+320). Bei O_3 – Anreicherung und Umgebungs - CO_2 sanken bei beiden Substratvarianten und zu allen untersuchten Wuchsstadien die Biomassen, während bei gleichzeitig erhöhten CO_2 – Konzentrationen (+320 / O_3) die Biomassen (im Vergleich zu +320) z.T. ebenfalls sanken (Substrat IS: WS 31 signifikant verschiedener Mittelwert; IS, WS 65 und WS 92: tendenziell negative O_3 Wirkung bei +320 ppm CO_2), gleich hohe Werte aufwiesen (ED 73: WS 31) oder die allerhöchsten Biomassen überhaupt gebildet wurden (Substrat ED 73: WS 39: signifikante Wechselwirkung $\text{CO}_2 * \text{O}_3$, WS65 und WS 92). Trockenstress senkte signifikant die Biomassen aller untersuchten Fraktionen (Blatt, Halm und Ähre), gleichzeitig erhöhte CO_2 – Konzentrationen konnten diesem Trend (WS 65, Fraktion Halm: Wechselwirkung $\text{CO}_2 * \text{H}_2\text{O}$ bei $P = 0,03$; WS 92, Fraktion Ähre: Wechselwirkung $\text{CO}_2 * \text{H}_2\text{O}$ bei $P = 0,05$) entgegenwirken. Eine signifikante Wechselwirkung der Faktoren O_3 und H_2O auf die ausgebildete Biomasse wurde bei keiner Fraktion und zu keinem Wuchsstadium gefunden.

3.3.1.2 Versuchsjahr 1995

Die Erhebungen zu den oberirdischen Biomassen im Versuchsjahr 1995 sind in den Tab. A-29 (WS 31), Tab. A-30 (WS 65) und Tab. A-32 (WS 92) zusammengefasst. Zum WS 31 wirkten - mit Ausnahme der Behandlung +320 - erhöhte CO_2 – Konzentrationen steigernd auf Halm- und Blattfraktionen bei überproportionaler Steigerung der Halmbiomasse gegenüber der Blattbiomasse. Zur Anthese hatten erhöhte CO_2 – Konzentrationen – mit Ausnahme der Behandlung +80 / GB - einen steigernden Effekt auf alle Biomassefraktionen. Die Analyse der Biomasse zur Ernte ist wegen der verringerten Kammerzahl von eingeschränkter Aussagekraft. Tendenziell ergab sich – mit Ausnahme der Behandlung +320 / GB – eine positive CO_2 – Wirkung (signifikant bei der Halmfraktion).

Unter O_3 – Anreicherung angezogene Pflanzen entwickelten bis zur Anthese bei normalen und insbesondere bei erhöhten CO_2 – Konzentrationen größere Biomassen. Zur Ernte konnte unter gut bewässerten Bedingungen kein O_3 – Effekt signifikant ermittelt werden, tendenziell sank das Ährgewicht bei der Behandlung NF / O_3 gegenüber der Behandlung NF / NF. Aufgrund dieses nicht-signifikanten O_3 – Effektes zur Ernte wurden für die Projektauswertung vom ESPACE-Wheat die Ergebnisse der beiden O_3 – Behandlungen (Normalluft und Anreicherung) zusammengefasst um den Ausfall von vier Kammerwiederholungen zu kompensieren (OMMEN *et al.*, 1996).

Trockenstress wirkte sich zur Anthese noch nicht in der Gesamtbiomasse aus, die Ährgewichte waren zu diesem Zeitpunkt bei eingeschränkter Wasserversorgung sogar signifikant erhöht. Zur Ernte senkte Trockenstress die Biomasse signifikant, mit Ausnahme der Behandlung +320 konnten erhöhte CO_2 – Konzentrationen diesen Effekt nicht abmildern. Gleichzeitig mit der eingeschränkten Bewässerung applizierte O_3 – Anreicherungen wirkten sich bei normalen CO_2 – Konzentrationen (O_3 / TS) nicht auf die Biomasse aus (im Vergleich zu NF / TS), während bei zusätzlicher CO_2 – Anreicherung

(Behandlung +320 / O₃ / TS) die OBM reduziert wurde (im Vergleich zu +320 / TS) und sich eine signifikante Wechselwirkung der Faktoren O₃ * H₂O ergab.

3.3.1.3 Versuchsjahr 1996

Die Erhebungen zur Biomasse der Mini-Bestände im Versuchsjahr 1996 sind in den Tab. A-33, Tab. A-34 und Tab. A-35 zusammengefasst. Die Biomassen der Topfpflanzen wurden in die Auswertung einbezogen (Tab. A-39, Tab. A-40 und Tab. A-41).

Biomassen der Bestände

Erhöhte CO₂ – Konzentrationen bewirkten zu allen untersuchten Wuchsstadien und bei allen untersuchten Fraktionen tendenziell oder signifikant Steigerungen der Biomassen. Die Erhöhung der Gesamt-OBM von der CO₂-Stufe "NF" zur Zwischenstufe "+160" (z.B. zur Anthese: +16,5%) war dabei unter gut bewässerten Bedingungen stets größer als beim Vergleich der Steigerungsraten zwischen den Behandlungen "+160" und "+320" (z.B. zur Anthese: +7,5%).

Erhöhte O₃ – Konzentrationen hatten bei normalen CO₂ – Konzentrationen in den frühen Wuchsstadien (WS 31) tendenziell verringerte Biomassen zur Folge, zur Anthese war dieser Effekt bereits geringer und zur Ernte wurden bei normaler Bewässerung tendenziell höhere Biomassen gefunden. Unter Trockenstressbedingungen wirkte sich die O₃ – Anreicherung bei Normal – CO₂ bei beiden untersuchten Wuchsstadien tendenziell negativ aus. Gleichzeitig mit der O₃ – Begasung applizierte höhere CO₂ – Konzentrationen wirkten diesem Negativ-Trend bei beiden Bewässerungsstufen entgegen (signifikante Wechselwirkung der Faktoren CO₂ * O₃ zum WS 65 auf die Halmbiomasse). So wurden die allerhöchsten Biomassen zu allen Wuchsstadien in der Behandlung +320 / O₃ / GB gefunden.

Trockenstress erniedrigte alle Biomassefraktionen zur Anthese und zum WS 92 signifikant (mit Ausnahme der Blattfraktion zur Ernte). Erhöhte CO₂ – Konzentrationen konnten diesen Trend zur Anthese abmildern (Einbuße an OBM unter Trockenstress gegenüber normal bewässerten Beständen: NF: -14,6%, +160: -9,4%, +320: -6,4%). Zur Ernte wurde eine signifikante Wechselwirkung der Faktoren H₂O * CO₂ ermittelt, der auf signifikant stärkere Einbußen bei der Behandlung "+160" beruht (Einbuße an OBM unter Trockenstress gegenüber normal bewässerten Beständen: NF: -11,7%, +160: -24,3%, +320: -11,1%).

Biomassen der Topfversuche

Bei beiden während der Kornfüllung durchgeführten Tagesgängen (siehe Tab. A-39 und Tab. A-40) konnte für alle Biomasseparameter mit Ausnahme der Blattfraktion eine signifikante Steigerung durch die CO₂ - Anreicherung ermittelt werden (Gesamt-OBM und beide Termine: +52,5 % bei +320 % gegenüber NF). Die am 15./16. 7. exemplarisch untersuchten unterirdischen Biomassen waren ebenfalls signifikant bei CO₂ – Anreicherung erhöht, der Anteil an der Gesamtbiomasse blieb jedoch mit 8,5 % (NF) bzw. 8,3 % (+320) konstant. Eine detaillierte Analyse der separierten Halmfraktionen ergab einen höheren Peduncle-Anteil am Gesamthalm bei Normal – CO₂ (signifikant am 15./16.7.). Der Tageszeitpunkt der Probennahme hatte keinen Einfluss auf die Biomasse, während die Gesamtbiomasse in den acht Tagen zwischen den beiden Tagesgangbestimmungen deutlich anstieg (Behandlung NF: +23 %, +320: +31 %).

Zur Ernte waren die Gesamtbiomassen gegenüber der Anthese noch weiter erhöht, unter Normal-CO₂ war diese Steigerung ausgeprägter (Steigerung der OBM vom WS 65 zum WS 92, NF: +53,6 %, +320: +39,1 %, vergl. Tab. A-41). Der steigernde CO₂ – Effekt (Gesamt-

OBM : +38,4 % bei +320 gegenüber NF) war im höheren individuellen Halmgewicht und der erhöhten Halm- bzw. Ährenzahl begründet. So war auf Einzelhalmebene das Halmgewicht bei +320 gegenüber NF mit +19,6 % stärker erhöht als die Halmlänge (+ 8,4 %), während die Ährenzahl um + 24,3 % anstieg.

Da aus Kapazitätsgründen nur eine Kammerwiederholung für die Auswertung der O₃ – Wirkung auf getopfte Pflanzen zur Verfügung stand, wurde auf eine detaillierte statistische Auswertung des O₃ – Effektes verzichtet (nur LSD – Test, siehe Tab. A-40). Erhöhte O₃ – Konzentrationen hatten bei beiden untersuchten CO₂ – Konzentrationen Einbußen in allen Biomassefraktionen zur Ernte zur Folge (Gesamt – OBM , O₃ gegenüber NF: -41,2 %, +320 / O₃ gegenüber +320: -39,4 %). Während die Halmzahlen bei O₃ – Anreicherung signifikant anstiegen und die Ährenzahlen konstant blieben, war die Halmlänge bei Hoch – O₃ signifikant niedriger und Ursache für die massiv negative O₃ – Wirkung auf die Biomasse.

3.3.2 Unterirdische Biomassen

Erhöhte CO₂ – Konzentrationen führten in beiden Versuchsjahren zu erhöhten Wurzelmassen, eine Verschiebung des Verhältnisses zwischen oberirdischer und unterirdischer Biomasse durch die CO₂ – Anreicherung konnte nicht nachgewiesen werden. Die Wirkung erhöhter O₃ – Konzentrationen auf die UBM war abhängig vom Wuchsstadium und den Anzuchtbedingungen und folgte – wie auch der Einfluss von Trockenstress – keinem eindeutigen Muster.

3.3.2.1 Versuchsjahr 1994

Die unterirdische Biomasse (UBM) wurde zu den Terminen WS 31 und WS 65 für die Substratvariante lehmiger Sand ermittelt (Tab. A-23 und Tab. A-26); im Mittel aller Behandlungen befanden sich zum WS 31 25,9 % und zum WS 65 14,0 % der Gesamtbiomasse unter der Erdoberfläche. Erhöhte CO₂ – Konzentrationen erhöhten die Wurzelbiomasse zu beiden Ernteterminen signifikant, das Verhältnis zwischen OBM und UBM blieb zum WS 31 jedoch konstant. Zur Anthese konnte für das OBM/UBM – Verhältnis kein eindeutiger CO₂ – Trend ermittelt werden, die signifikante CO₂ – Wirkung beruht auf relativ hohe UBM – Werte der Behandlung +320 / O₃ bei beiden Bewässerungsvarianten. Unter erhöhten O₃ – Konzentrationen wurden zum WS 31 bei beiden CO₂ – Konzentrationen tendenziell erhöhte Wurzelbiomassen gefunden, der Anteil der UBM an der Gesamtbiomasse erhöhte sich dadurch signifikant bei O₃ – Anreicherung. Zur Anthese wurden unter erhöhten O₃ – Konzentrationen und normalen CO₂ – Bedingungen tendenziell geringere und bei der Behandlung +320 / O₃ tendenziell erhöhte Wurzelbiomassen bzw. UBM-Anteile an der Gesamt-Biomasse ermittelt (jeweils im Vergleich zur Kontrollbehandlung ohne O₃ – Begasung). Trockenstress erniedrigte die Trockengewichte der UBM hochsignifikant, erhöhte CO₂ – Konzentrationen wirkten diesem Trend entgegen (signifikante Wechselwirkung CO₂ * H₂O).

3.3.2.2 Versuchsjahr 1995

Trotz der geringen Probenzahl (n = 4 pro Behandlung) konnte für die Faktoren CO₂ und O₃ ein signifikanter Effekt im Sinne einer Steigerung der UBM bei erhöhten Konzentrationen dieser Gase nachgewiesen werden (Tab. A-31). Der Anteil der Wurzelbiomasse an der Gesamtbiomasse - im Mittel aller Behandlungen lag dieser Wert bei 14,0 % - blieb jedoch unbeeinflusst von den Faktoren CO₂, O₃ und H₂O. Unter Trockenstress waren bei normalen CO₂ – Konzentrationen die UBM tendenziell erniedrigt, während bei höheren CO₂ – Konzentrationen die Wurzelmassen der eingeschränkt bewässerten Pflanzen gegenüber den gut bewässerten Varianten der jeweiligen CO₂ – Stufe tendenziell erhöht waren. Da die oberirdischen Biomassen nur geringfügig auf den Trockenstress reagierten, kam es zu einer

signifikanten Wechselwirkung der Faktoren CO₂ und H₂O beim OBM/UBM Quotienten bzw. beim UBM-Anteil an der Gesamtbiomasse.

3.3.3 Kornerträge

Beim Vergleich der Kornerträge fällt der deutliche Effekt der Anzuchtmethode auf: Höhere Erträge in Topfkulturen als in den simulierten Beständen (siehe Abb. 3.10). Durch Abtragen des maximalen Kornertrages aus den errechneten Polynomfunktionen ergeben sich bei beiden Anzuchtmethoden und ausreichender Bewässerung die höchsten Erträge bei CO₂ – Konzentrationen zwischen 575 – 600 ppm CO₂. Wegen der im Versuch konstant gehaltenen Pflanzendichte ist der Kornertrag eine Funktion der Kornzahl pro Pflanze und des individuellen Korngewichtes. Der Anteil der Parameter Kornzahl und Tausendkorngewicht an der Ertragssteigerung durch CO₂ – Anreicherung war in den Versuchsjahren unterschiedlich. Im Mittel aller drei Versuchsjahre betrug der Ertragszuwachs bei der höchsten CO₂- Stufe +23 % (Vergleich +320/GB zu NF/GB, 1994: nur IS, 1995: beide O₃ – Varianten).

Unter Trockenstress wurden die höchsten Erträge bei +320 ppm CO₂ gefunden, der Verlauf der Polynomfunktionen in Abb. 3.10 b) deutet eine weitere Ertragssteigerung unter Trockenstressbedingungen bei einer weiteren Erhöhung der CO₂ – Konzentrationen über 700 ppm an.

Die Wirkung erhöhter O₃ – Konzentrationen auf den Ertrag ist abhängig von der CO₂ – Konzentration und den verwendeten Pflanzgefäßen. Während bei niedrigen CO₂ – Konzentrationen keine (simulierte Bestände) oder deutlich negative Effekte (Topfversuche) auf den Ertrag bei O₃ – Anreicherung zu verzeichnen waren (siehe Abb. 3.11 a), konnten bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen Ertragssteigerungen bei O₃ – Anreicherung festgestellt werden (siehe Abb. 3.11 b). Getopfte Pflanzen reagierten allerdings bei sehr hohen O₃ – Dosen (Versuchsjahr 1996) auch bei Zudosierung von CO₂ mit deutlichen Ertragsminderungen.

Abb. 3.10

Wirkung der saisonalen CO₂ – Konzentrationen auf den Kornertrag in den Jahren 1994-1996 bei ausreichender Bewässerung (a) und eingeschränkter Bewässerung (b). Die Linien stellen Polynomfunktionen dar. Gleichungen für a) Topfversuche: $Y = -0,0009x^2 + 0,99x - 157$, $R^2 = 0,40$; Bestandesuntersuchungen: $Y = -0,0004x^2 + 0,46x - 56$, $R^2 = 0,69$; alle Werte: $Y = -0,0005x^2 + 0,57x - 66$, $R^2 = 0,08$. Gleichungen für b) Topfversuche: $Y = 0,0006x^2 - 0,58x + 204$, $R^2 = 0,94$; Bestandesuntersuchungen: $Y = 2E-05x^2 + 0,029x + 33$, $R^2 = 0,61$; alle Werte: $Y = 0,0002x^2 - 0,16x + 86$, $R^2 = 0,40$.

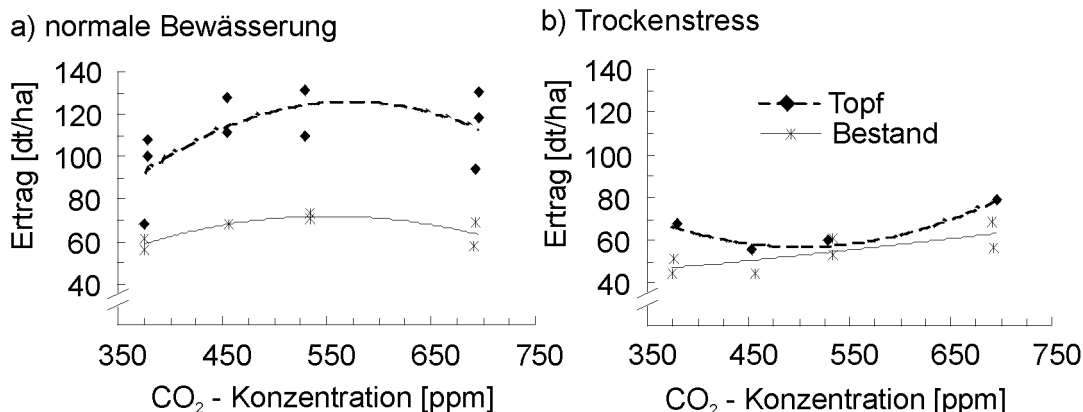
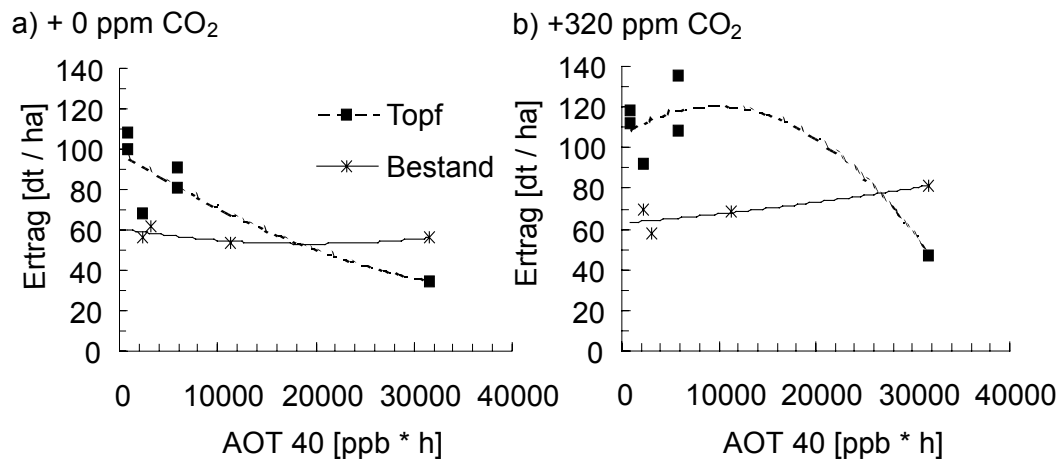


Abb. 3.11

Wirkung der saisonalen O₃ – Dosis auf den Kornertrag bei normalen CO₂ – Konzentrationen (a) und um 320ppm erhöhten CO₂ – Konzentrationen (b) in den Jahren 1994-1996 bei ausreichender Bewässerung. O₃ – Dosis als AOT 40 Wert vom Auflaufen bis zum Ende der Kornfüllung. Die Linien stellen Polynomfunktionen dar. Gleichungen für a) Topfversuche: $Y = 3E-08x^2 - 0,0031x + 99$, $R^2 = 0,77$; Bestandesuntersuchungen: $Y = 2E-08x^2 - 0,0008x + 61$, $R^2 = 0,42$; alle Werte: $Y = 7E-08x^2 - 0,0037x + 91$, $R^2 = 0,49$. Gleichungen für b) Topfversuche: $Y = -02E-07x^2 + 0,003x + 106$, $R^2 = 0,80$; Bestandesuntersuchungen: $Y = 6E-09x^2 + 0,0004x + 63$, $R^2 = 0,76$; alle Werte: $Y = 1E-08x^2 - 0,0015x + 101$, $R^2 = 0,23$.

**3.3.3.1 Versuchsjahr 1994**

Auf torfigem Substrat waren die Erträge bei signifikant niedrigerem Harvestindex signifikant um durchschnittlich + 8,1 % gegenüber den Erträgen auf IS erhöht, geringere Kornzahlen pro Ähre (-22 %) bzw. pro Pflanze (-13 %) auf diesem artifiziellen Substrat wurden durch ein um +25 % höheres Tausendkorngewicht (TKG) überkompensiert (Tab. A-36, Ährenzahlen in Tab. A-15). Der niedrigere Harvestindex auf dem Torfsubstrat (HI auf ED 73: 0,46, HI auf IS / GB: 0,50) resultiert aus nicht zur Reife gekommenen Halmen der Nachbestockung und aus Fraßschäden durch Vögel (Behandlung +320 / NF / GB). Eine Wertekorrektur der durch Fraßschäden verursachten Ertragseinbußen wurde mangels geeigneter Korrekturfaktoren nicht durchgeführt.

Erhöhte CO₂ – Konzentrationen führten bei beiden Substratvarianten mit Ausnahme der CO₂ – Zwischenstufen +80 und +160 bei eingeschränkter Bewässerung schon ab +80 ppm CO₂ zu höheren Erträgen. So stieg z.B. bei der Substratvariante IS der auf Hektar hochgerechnete Kornertrag (bei 13 % Kornfeuchte) signifikant von 100,3 dt / ha (NF / GB) auf 130,1 dt / ha (+320 / GB). Diese Ertragssteigerung resultierte im Wesentlichen aus der signifikant höheren Ährenzahl, während das TKG und die Karyopsenzahl pro Ähre bei den vier verschiedenen CO₂ – Konzentrationen konstant blieben.

Die O₃ – Zudosierung hatte bei beiden Bewässerungs- und Substratvarianten und normalen CO₂ – Konzentrationen eine signifikante Ertragsminderung (z.B. bei der Substratvariante IS von 100,3 dt / ha bei NF / GB auf 80,7 dt / ha bei O₃ / GB) zur Folge. Das durch die O₃ – Behandlung signifikant niedrigere TKG war Hauptgrund dieser Einbußen, während die Minderung der Ährenzahl bzw. der Kornzahl pro Pflanze nur beim Torfsubstrat eine Rolle bei der Ertragsminderung durch O₃ spielte. Bei +320 ppm CO₂ wirkten erhöhte O₃ – Konzentrationen nur tendenziell mindernd auf den Ertrag (beide Bewässerungsvarianten von IS), oder hatten sogar eine signifikante Steigerung des Kornertrags beim Torfsubstrat zur

Folge (signifikante Wechselwirkung der Faktoren $O_3 * CO_2$ auf den Parameter Hektarertrag, $P = 0,01$).

Trockenstress minderte den Ertrag signifikant um durchschnittlich $-42,3 \%$. Gleichzeitig mit der eingeschränkten Bewässerung applizierte höhere CO_2 – Konzentrationen konnten diese Ertragseinbuße mindern (signifikante Wechselwirkung $CO_2 * H_2O$ auf den Parameter Hektarertrag, $P = 0,03$). Ursache der Ertragsminderung unter Trockenstress waren sowohl die verminderte Ährenzahl ($-22,6 \%$) als auch das reduzierte TKG ($-15,4 \%$). In Zusammenhang mit der höheren Zahl tauber Ährchen und des verringerten TKG sank der Harvestindex bei eingeschränkter Bewässerung gegenüber den normal bewässerten Varianten der Substratvariante IS.

3.3.3.2 Versuchsjahr 1995

Mit Ausnahme der Behandlungen $+320 / GB$, $+80 / TS$ und $+320 / O_3 / TS$ konnte ein ertragssteigernder Effekt durch erhöhte CO_2 – Konzentrationen (P – Wert: $0,04$) bei beiden Bewässerungsvarianten im Jahr 1995 festgestellt werden (siehe Tab. A-37). Sowohl die Kornzahl pro Pflanze (z.B. bei $+160 / GB$: $+9,6 \%$ gegenüber NF / GB) als auch das Tausendkorngewicht (z.B. bei $+160 / GB$: $+7,1 \%$ gegenüber NF / GB) waren an dieser Steigerung beteiligt.

Ein eindeutiger Effekt der O_3 – Anreicherung auf den Kornertrag konnte nicht belegt werden. Erhöhte O_3 – Konzentrationen hatten z.T. eine tendenziell ertragsmindernde (O_3 / GB gegenüber NF / GB ; $+320 / O_3 / TS$ gegenüber $+320 / TS$) und z.T. eine tendenziell ertragssteigernde Wirkung ($+320 / O_3 / GB$ gegenüber $+320 / GB$; O_3 / TS gegenüber NF / TS), die Mittelwerte der jeweils verglichenen Behandlungen ließen sich nicht signifikant unterscheiden.

Trockenstress senkte den Kornertrag im Mittel um $-12,0 \%$ gegenüber den gut bewässerten Behandlungen. Die Verminderung der Kornzahl um $-16,8 \%$ (P -Wert für H_2O : $0,000$) konnte dabei nur teilweise vom um $+6,2 \%$ höheren TKG (P - Wert für H_2O : $0,02$) kompensiert werden, eine Wechselwirkung von Trockenstress und der CO_2 – Konzentration im Sinne eines mildernden Effektes durch Hoch – CO_2 auf den negativ wirkenden Trockenstress konnte nicht nachgewiesen werden (MANOVA der Faktoren $H_2O * CO_2$ für Hektarertrag: P -Wert = $0,12$).

3.3.3.3 Versuchsjahr 1996

Im Vergleich zum Versuchsjahr 1995 waren die Kornerträge der gut bewässerten Varianten bei den simulierten Beständen im Jahr 1996 (Tab. A-38, Vergleich ohne Varianten $+80 / GB$ und $+160 / O_3 / GB$) um $5,5 \%$ höher.

Erhöhte CO_2 – Konzentrationen steigerten signifikant die Erträge (z.B. von $56,2 \text{ dt / ha}$ in NF / GB auf $69,1 \text{ dt / ha}$ in $+320 / GB$; Steigerung um $+23\%$). Unter gut bewässerten Bedingungen war schon bei $+160 \text{ ppm } CO_2$ ($70,6 \text{ dt / ha}$) der maximale Kornertrag erreicht, während bei Trockenstress sowohl eine Steigerung zwischen NF / TS ($45,0 \text{ dt / ha}$) und $+160 / TS$ ($53,5 \text{ dt / ha}$) als auch zwischen $+160 / TS$ und $+320 / TS$ ($57,1 \text{ dt / ha}$) registriert werden konnte. Höhere TKG (z.B. $+13,3 \%$ bei $+320 / GB$ gegenüber NF / GB) und höhere Ährenzahlen bzw. Kornzahlen (z.B. $+8,1 \%$ bei $+320 / GB$ gegenüber NF / GB) pro Pflanze trugen zu dieser Steigerung bei. Außerdem konnte eine signifikante Steigerung des Harvestindexes durch erhöhte CO_2 – Konzentrationen festgestellt werden.

Die O₃ – Anreicherung hatte bei Normal – CO₂ bei beiden Bewässerungsvarianten keinen Effekt auf den Ertrag. Bei guter Bewässerung wurden dabei niedrigere TKG durch höhere Ährenzahlen bzw. Kornzahlen pro Pflanze kompensiert, während bei Trockenstress ein höheres TKG den niedrigeren Kornzahlen entgegenwirkte. Bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen wirkte – mit Ausnahme der Variante +160 / O₃ / TS gegenüber +160 / TS – die O₃ – Anreicherung tendenziell ertragserhöhend. Höhere Ährenzahlen und höhere TKG waren für diese Steigerungen bei den Kombinationsbegasungen (+160 / O₃ / GB, +320 / O₃ / GB und +320 / O₃ / TS) ausschlaggebend.

Die reduzierte Wasserversorgung senkte im Mittel die Erträge um –23,8 %, die verringerte Kornzahl pro Pflanze (–19,0 % im Mittel aller TS– gegenüber aller GB – Behandlungen) war dabei stärker ausschlaggebend für diesen negativen Effekt als die Verringerung des TKG (–6,4 % im Mittel aller TS –gegenüber aller GB – Behandlungen). Gleichzeitig mit dem Trockenstress applizierte höhere CO₂ – Konzentrationen konnten diesen Trend nur bei den Varianten +320 und +320/O₃ geringfügig abmildern (z.B. +320 / TS gegenüber +320 / GB: –17,4 % im Vergleich zu NF / TS gegenüber NF / GB: –19,9 %; jeweils verringerter Hektarertrag), während sich bei +160 ppm CO₂ Trockenstress stärker mindernd auf den Ertrag auswirkte (z.B. –24,2 % bei +160 / TS gegenüber +160 / GB) als bei normalen CO₂ – Konzentrationen. Der Harvestindex sank durch Trockenstress von 0,49 auf 0,44 im Mittel aller Behandlungen.

Die für den Topfversuch ermittelten Erträge waren 1996 (siehe Tab. A-41) gegenüber dem vergleichbaren Substrat IS im Jahr 1994 deutlich geringer (NF / GB: –21,1 %, +320 / GB: –18,0 %). Bei normalen O₃ – Bedingungen wurde eine Ertragssteigerung durch +320 ppm CO₂ von 36,7 % ermittelt, die sowohl auf eine erhöhte Kornzahl pro Pflanze (+27,2 %) als auch auf ein erhöhtes TKG (+7,3%) beruhte (Vergleiche jeweils: Behandlung +320 gegen NF). Erhöhte O₃ – Konzentrationen reduzierten beim Topfversuch drastisch den Kornertrag und den Harvestindex, erhöhte CO₂ – Konzentrationen konnten diesem Trend nicht entgegenwirken (Minderung des Hektarertrags durch O₃ bei Behandlung ”O₃”: –47,8 % gegenüber ”NF”, bei ”+320 / O₃”: –51,5% gegenüber ”+320”). Diese negative O₃ - Wirkung war neben einer Verringerung im TKG (–8,0 %) auf eine starke Reduktion der Kornzahlen pro Ähre (–43,1 %) bei vergleichbaren Ährenzahlen (+3,2 %) zurückführbar (Werte jeweils als Vergleiche der Mittelwerte beider CO₂ – Behandlungen bei O₃ – Zudosierung (O₃ und +320 / O₃) gegenüber den zusammengefassten Mittelwerten von NF und +320). Die Resultate zur O₃ – Wirkung beruhen allerdings nur auf Einzelkammerergebnissen (keine Kammerwiederholung!).

3.3.4 Quellen-Senken-Manipulationen

Ziel der durchgeführten Quellen/Senken – Manipulationen war die Schaffung einer Datengrundlage zum besseren Verständnis der Wirkung der Behandlungen CO₂ – und O₃ – Konzentration sowie Trockenstress auf die Versuchspflanze.

In beiden Versuchsjahren hatten die Manipulationen z.T. drastische Auswirkungen auf die Parameter Halmgewicht, Ährgewicht und TKG. Senkenmanipulierte Pflanzen akkumulierten mehr Biomasse im Halm und wiesen erhöhte individuelle Korngewichte auf. Eine Einschränkung der Quellenstärke führte bei beiden Manipulationsvarianten zu einer beschleunigten Verringerung der Halmgewichte und zumindest tendenziell zu einer Verringerung der TKG. Die Wirkung der Behandlungen CO₂ – und O₃ – Konzentration sowie Trockenstress entspricht bei den Kontrollpflanzen den im Basisexperiment beschriebenen Ergebnissen und zeigten z.T. Wechselwirkungen mit den Manipulationsbehandlungen.

Der Einfluss der Senken - Manipulation auf die Blattseneszenz war nur im Versuchsjahr 1996 im Sinne einer Verzögerung der Blattvergilbung eindeutig nachweisbar. Die Quellenmanipulation hatte bei Verwendung einer Schattierung (1995) ebenfalls eine verzögerte Blattseneszenz zur Folge und konnte aus methodischen Gründen im Versuchsjahr 1996 nicht ermittelt werden. Trockenstress beschleunigte in beiden Versuchsjahren die Blattseneszenz.

3.3.4.1 Biomassen und Wachstumsverlauf

Versuchsjahr 1995

Zur Milchreife, also ca. 10 – 13 Tage nach der zur Anthese durchgeführten Quellen / Senken-Manipulationen, konnte ein deutlicher Effekt dieser Maßnahmen auf die Biomasseparameter festgestellt werden (Abb.3.12, Abb. 3.13, Abb. 3.14 und Tab. A-59). Die Verkleinerung der Ähre auf die mittleren 4 Ährchen bedeutete zu diesem Zeitpunkt im Mittel aller Behandlungen eine Verringerung der Ähren-Biomasse um –64 % (gut bewässerte Varianten) bzw. um –62 % (Trockenstress) im Vergleich zur unmanipulierten Kontrolle bei einer signifikanten Erhöhung des TKG senkenmanipulierter Halme, z.B. von 27,7 g (Variante KM / GB) auf durchschnittlich 32,4 g (SM / GB). Schattierte, also quellenmanipulierte, Pflanzen wiesen bei beiden Bewässerungsvarianten signifikant geringere Ährgewichte (–18,5 %) und TKG (–20,1 %) im Mittel aller untersuchten Behandlungen auf.

Die Manipulationen hatten keinen Effekt auf die Halmlängen, die Halmgewichte wurden dagegen durch die Senkenmanipulation erhöht (signifikant verschiedener Mittelwert bei ausreichender Bewässerung) und durch Quellenmanipulation geringfügig erniedrigt (z.B. um –5,0 % im Mittel aller gut bewässerten Varianten im Vergleich zur unmanipulierten Kontrolle). Erhöhte CO₂ – Konzentrationen wirkten tendenziell steigernd auf Halmgewicht, Halmlänge und Ährgewicht und hatten keine eindeutige Wirkung auf das TKG im Vergleich zu Normal-CO₂. Eine eindeutige Wirkung erhöhter O₃ – Konzentrationen auf die Biomasseparameter war nicht auszumachen. Trockenstress hingegen wirkte negativ auf Halmgewicht, Halmlänge und Ährgewicht bei vergleichbaren TKG in Relation zu gut bewässerten Varianten. Eine Wechselwirkung zwischen Behandlungsfaktoren und Manipulationen auf die hier besprochenen Biomasseparameter war nicht erkennbar.

Abb. 3.12

Halmgewichte nach Reduzierung der Quellen- und Senkenstärken in Haupthalmen von Sommerweizen während der Kornfüllung in den Versuchsjahren 1995 und 1996.

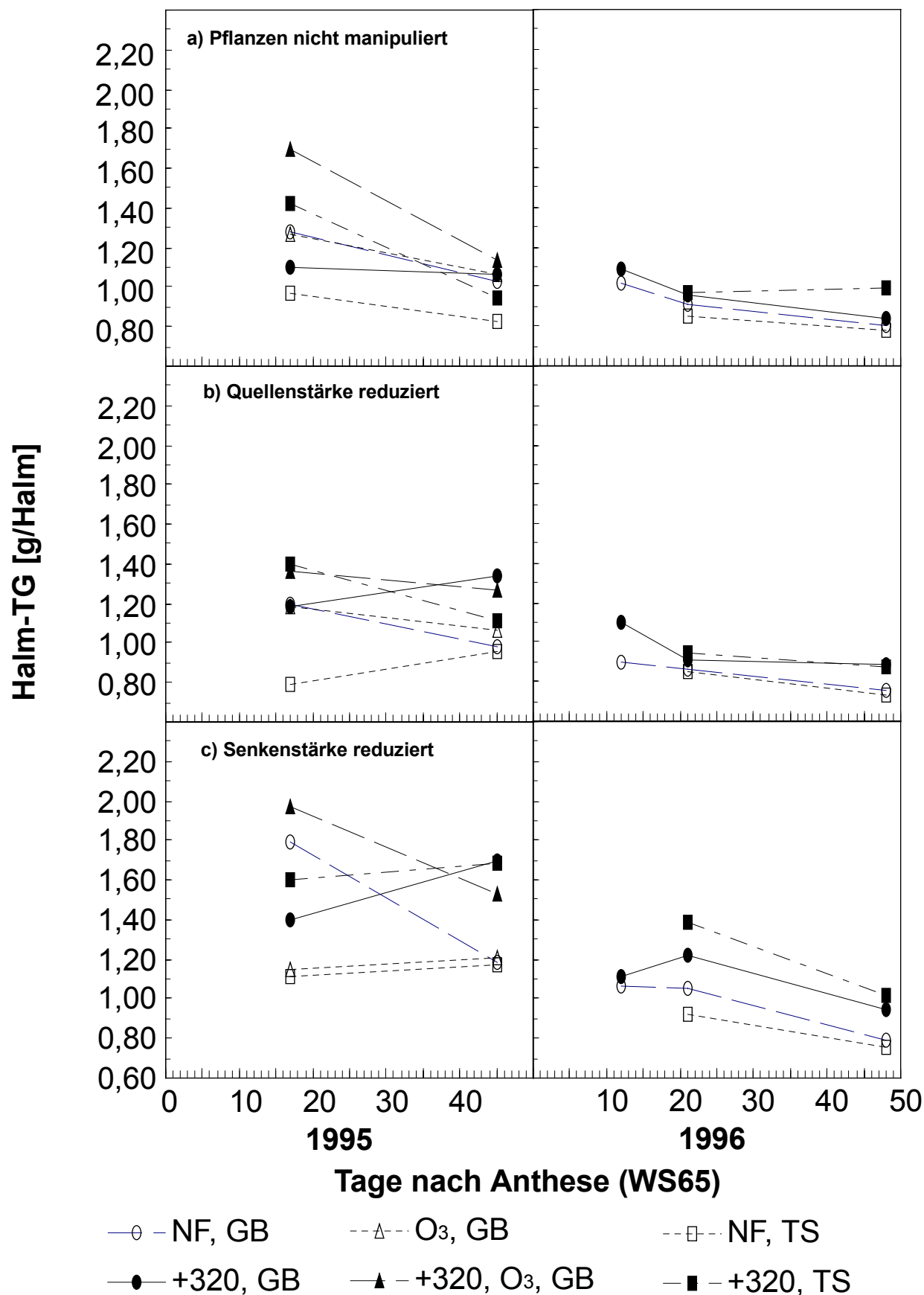
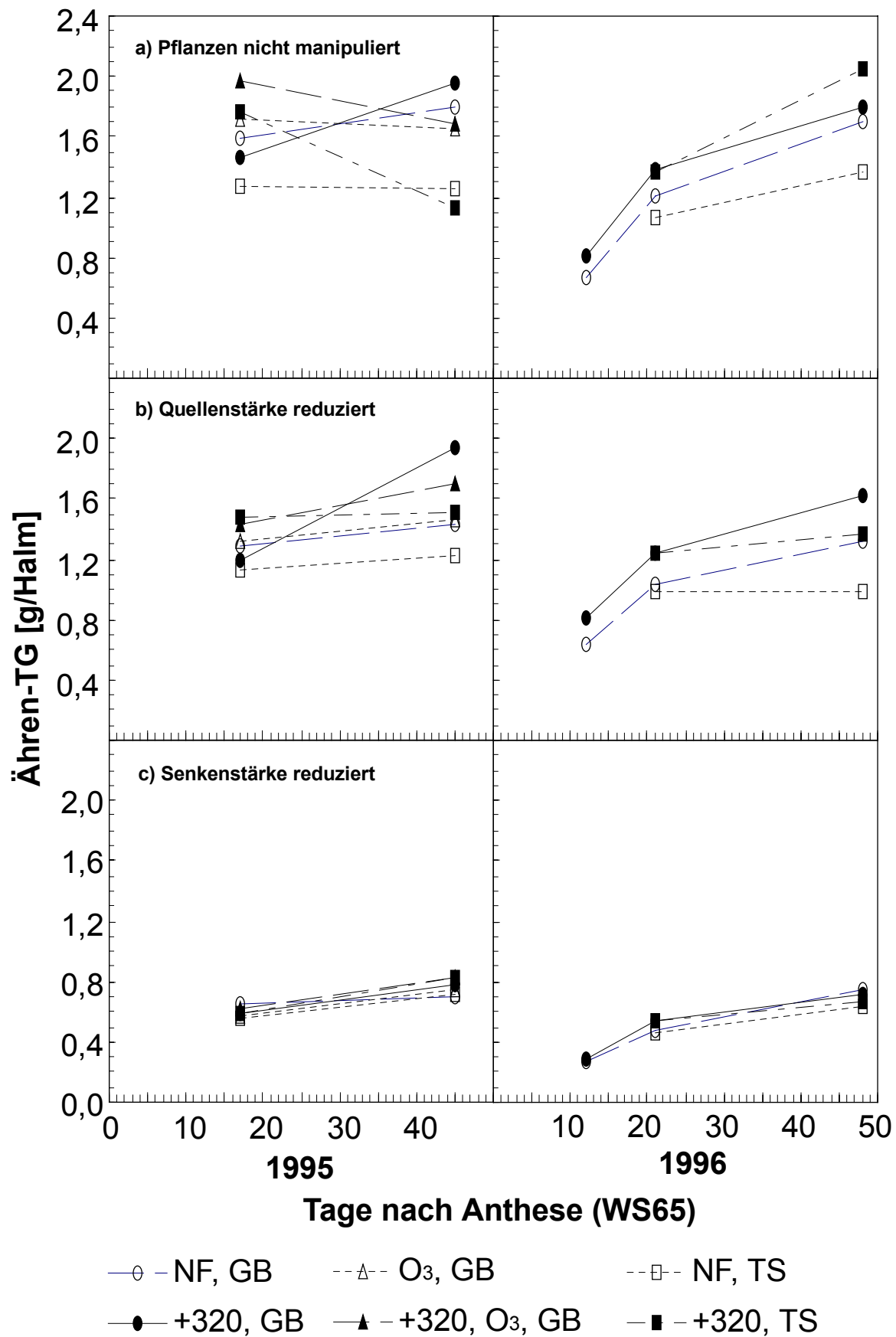


Abb. 3.13

Ährengewichte nach Reduzierung der Quellen- und Senkenstärken in Haupthalmen von Sommerweizen während der Kornfüllung in den Versuchsjahren 1995 und 1996.



Zur Kornreife war das TKG senkenmanipulierter Halme bei guter Bewässerung mit 45,6 – 51,4 g um durchschnittlich +15 % höher als bei den unmanipulierten Kontrollen (Tab. A-60). Schattierte Pflanzen wiesen um –6,8 % geringere TKG auf als unmanipulierte Kontrollen bei ausreichender Bewässerung auf (statistisch signifikant verschiedene Mittelwerte). Eine detaillierte Analyse des TKG findet sich in Kap. 3.3.4.3 (Tab. 3.6). Das Ährengewicht quellenmanipulierter Pflanzen war mit 1,71 g Halm⁻¹ statistisch gesehen nicht verschieden von der Kontrolle (1,78 g Halm⁻¹) bei signifikant höheren Halmgewichten (QM /GB: 1,18 g Halm⁻¹ gegenüber 1,05 g Halm⁻¹ bei KM / GB). Senkenmanipulierte Halme wiesen mit durchschnittlich 1,42 g Halm⁻¹ um 35 % höhere Halmgewichte auf, als Kontrollpflanzen bei guter Bewässerung. Unter Trockenstressbedingungen wurden bei senkenmanipulierten Halmen vergleichbar hohe TKG, Halmgewichte und Ährengewichte gefunden wie bei ausreichender Bewässerung. Bei eingeschränkter Quellenstärke und bei unmanipulierten Halmen dagegen war das TKG, das Ährengewicht, die Halmlänge und das Halmgewicht deutlich geringer als bei den GB-Varianten. Die Variante ”+320 / NF / TS / KM” wies dabei unrealistische Werte auf (z.B. niedrigere Ährengewichte als zur Milchreife) und konnte nicht für die Vergleiche herangezogen werden. Erhöhte CO₂ – Konzentrationen bewirkten eine Erhöhung der Halmgewichte bei unmanipulierten Halmen um +6 % (+320 / GB gegenüber NF / GB, Mittel beider O₃ - Varianten), bei gleichzeitiger Senkenmanipulation betrug der Steigerungseffekt im genannten Vergleich +35 %. Ährengewicht und Tausendkorngewicht hingegen wurden durch die CO₂ – Konzentration nicht deutlich geändert. Unter der Wirkung erhöhter O₃ – Konzentrationen wurden die geringsten TKG mit Werten von 35,0 g (+320 / O₃) und 37,0 g (NF / O₃) bei allerdings sehr hohen Standardabweichungen gefunden. So wurde im Vergleich der O₃ – Varianten beider CO₂ – Stufen eine Verringerung des TKG um –20 % und damit zusammenhängend eine Verringerung des Ährengewichtes um –11 % bei unmanipulierten Halmen ermittelt. Das höchste TKG wurde ebenfalls unter O₃ – Einwirkung in der Variante ”+320 / O₃ / GB / SM” mit einem Wert von 51,4 g gefunden.

Die Abschätzung der Fahnenblattseneszenz zur Milchreife (Abb. 3.15 und Tab. A-59) ergab eine Beschleunigung der Blattalterung durch Trockenstress. Die Quellenmanipulation hatte in beiden Bewässerungsvarianten eine verzögerte Blattalterung zur Folge, während der Einfluss der Senkenmanipulation auf die Blattseneszenz uneinheitlich war. Erhöhte CO₂-Konzentrationen führten bei ausreichender Wasserzufuhr zu einer beschleunigten Blattseneszenz, während erhöhte O₃ – Konzentrationen keinen eindeutigen Einfluss auf die Blattvergilbung hatten.

Abb. 3.14

Tausendkorngewichte nach Reduzierung der Quellen- und Senkenstärken in Hauptthalmen von Sommerweizen während der Kornfüllung in den Versuchsjahren 1995 und 1996.

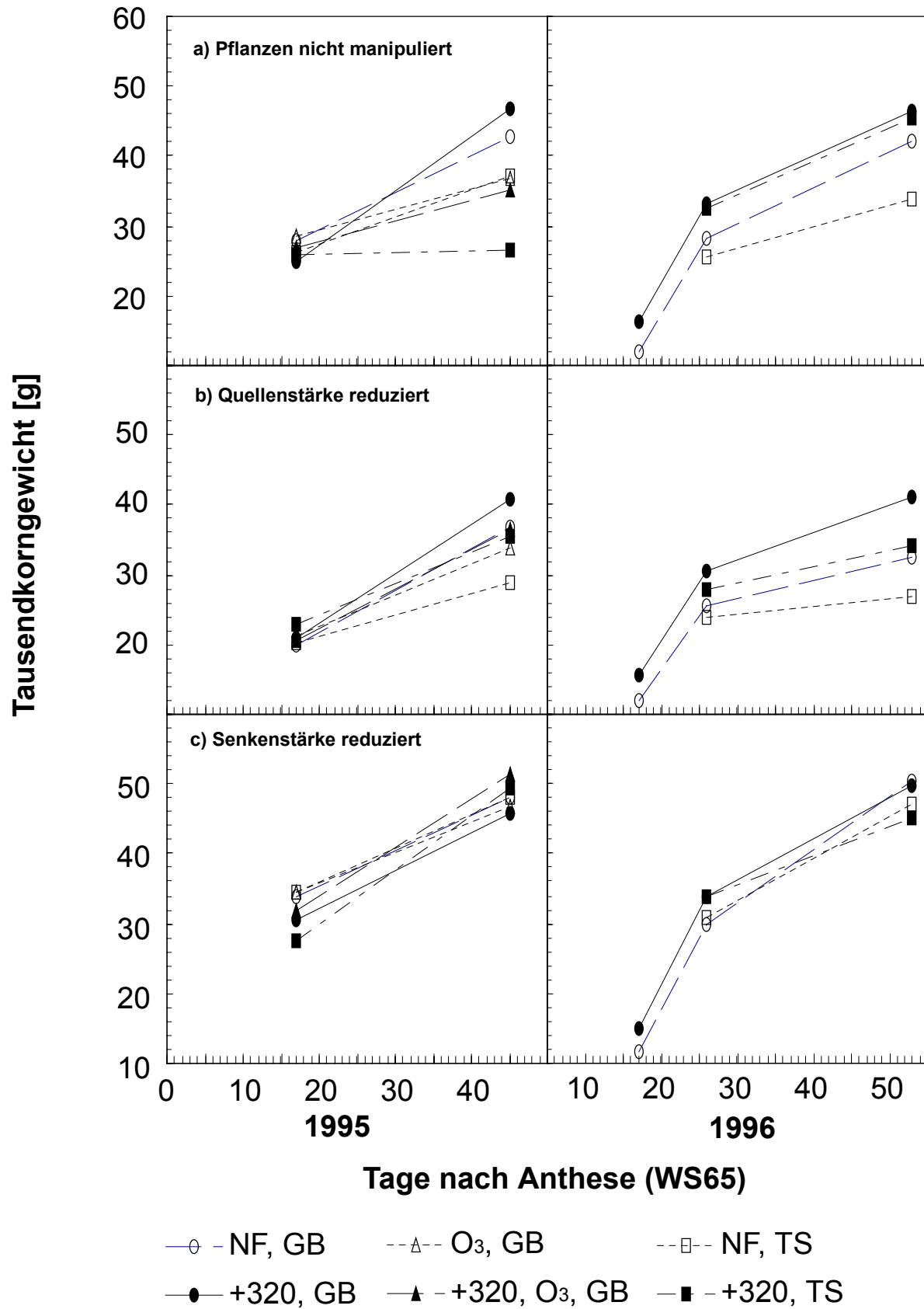
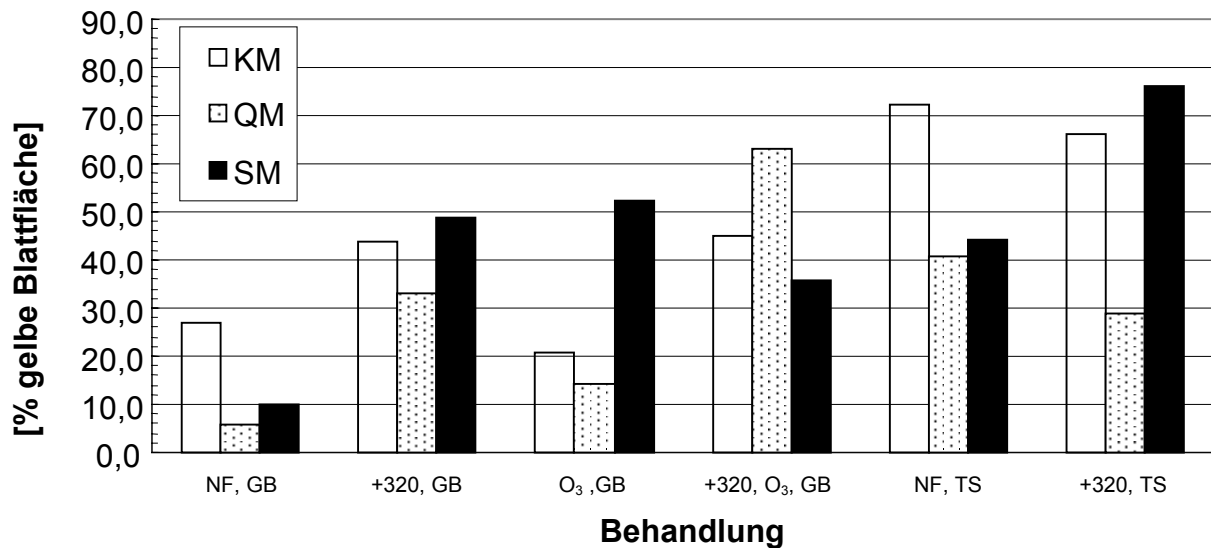


Abb. 3.15

Fahnenblattseneszenz zur Milchreife 1995 nach Manipulation der Quellen- und Senkenstärken. KM: keine Manipulation, QM: Quellenstärke reduziert, SM: Senkenstärke reduziert.



1996

Die Wirkung der Manipulationen bei versch. CO₂ – und Bewässerungsbedingungen auf Halmgewicht, Halmlänge, Ährgewicht und TKG, sowie auf die Chlorophyllgehalte im Fahnenblatt ist in Tab. A-65 sowie in den Abb. 3.12 (Halmgewichte), Abb. 3.13 (Ährgewichte) und Abb. 3.14 (TKG) dargestellt.

Die Reduzierung der Senkenstärke bewirkte im Mittel aller Bestimmungen ein um 60% verringertes Ährgewicht gegenüber unmanipulierten Ähren. Im Ontogenieverlauf konnte eine kontinuierliche Abnahme des Halmgewichts bei nichtmanipulierten und quellenmanipulierten Halmen diagnostiziert werden, senkenmanipulierte Halme dagegen hielten ihr Gewicht bis zur Teigreife (also 2 Wochen nach der Manipulation) konstant (Abb. 3.12). So wurde z.B. in der Behandlung NF / GB / KM ein Absinken des Halmgewichts von 1,01 g (Milchreife) über 0,91 g (Teigreife) bis auf 0,80 g (Endernte) gefunden, während z.B. in der Behandlung +320 / GB / SM das Halmgewicht von 1,11 g (Milchreife) auf 1,22 g (Teigreife) anstieg und anschließend auf 0,95 g (Endernte) abfiel. Die Auswirkung der Quellen / Senken-Manipulationen war erst zwei Wochen nach der Manipulation eindeutig nachweisbar im Sinne einer Reduktion des Halmgewichts, des Ährgewichts und des TKG durch die Quellenmanipulation, sowie eines Anstiegs des Halmgewichts und des TKG durch die Ährenverkleinerung bei jeweils beiden Bewässerungsvarianten. Erhöhte CO₂ – Konzentrationen wirkten erhöhend auf das Halmgewicht, die Halmlänge, das Ährgewicht und das TKG bei nichtmanipulierten und quellenmanipulierten Halmen. Senkenmanipulierte Pflanzen wiesen bei beiden CO₂ – Konzentrationen ähnliche TKG und Ährgewichte auf, Halmgewicht und Halmlänge dagegen waren bei +320 ppm CO₂ gegenüber Normal-CO₂ erhöht. Unter Trockenstress war die Steigerung des Ährgewichts durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen stärker ausgeprägt (+50 %, +320 / TS / KM gegenüber NF / TS / KM), als unter ausreichender Bewässerung (+6 %, +320 / GB / KM gegenüber NF / GB / KM).

Der Chlorophyllabbau im Fahnenblatt war bei reduzierter Senkenstärke bei beiden CO₂ – Konzentrationen und Bewässerungsbedingungen verlangsamt. Bonituren der Blattseneszenz am Haupthalm bestätigten diesen Trend (Tab. 3.5). So war bei ausreichender Bewässerung das Erreichen einer gesamten grünen Blattfläche von 0,5 Blatteinheiten bei senkenmanipulierten Haupthalmen um 8 – 9 Tage gegenüber nicht manipulierten Halmen verzögert. Trockenstress führte zu einer beschleunigten Seneszenz um 3 – 4 Tage (KM) bzw. 6 – 7 Tage (SM) im Vergleich zu den gut bewässerten Varianten, während die CO₂ – Konzentration keinen eindeutigen Effekt auf die Blattseneszenz hatte (Verschiebungen um max. 1 Tag).

Tab. 3.5

Anteile grüner Blattfläche von senkenmanipulierten (SM) und nicht manipulierten (KM) Haupthalmen in der Kornfüllungsphase 1996. Verzögerung / Beschleunigung der Seneszenz im Vergleich zur Kontrollbehandlung dargestellt als „0,5 – Wert“. Die Pflanzen waren unterschiedlichen CO₂ – Konzentrationen (NF: ohne Zudosierung, +320: +320 ppm CO₂ zudosiert) und Bewässerungsbedingungen (GB: gut bewässert, TS: Trockenstress ab 1-Knoten-Stadium) ausgesetzt. Definitionen: a) ein Blatt mit 100 % grüner Blattspreite = 1,00; b) 0,5 – Wert: Termin des Erreichens eines Wertes von 0,50 (siehe a)) im Vergleich zur Behandlung "NF / GB / KM" (01.08.96; durch Abtragen an einer grafischen Auftragung der Daten ermittelt); SA: Standardabweichung.

CO ₂	H ₂ O	Man.	N	28.07.96	02.08.96	07.08.96	12.08.96	0,5 – Wert
				SA	SA	SA	SA	Tage
NF	TS	KM	10	0,58 ± 0,56	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	-3
+320	TS	KM	11	0,48 ± 0,53	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	-4
NF	GB	KM	14	1,47 ± 0,84	0,36 ± 0,46	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0
+320	GB	KM	11	0,95 ± 0,83	0,43 ± 0,95	0,24 ± 0,53	0,05 ± 0,15	+1
NF	TS	SM	19	0,91 ± 0,61	0,60 ± 0,68	0,04 ± 0,07	0,01 ± 0,02	+2
+320	TS	SM	19	1,08 ± 0,73	0,53 ± 0,71	0,11 ± 0,26	0,06 ± 0,19	+2
NF	GB	SM	16	2,39 ± 0,83	2,09 ± 1,00	0,94 ± 0,89	0,24 ± 0,49	+9
+320	GB	SM	17	1,64 ± 0,97	1,22 ± 1,11	0,70 ± 0,87	0,15 ± 0,34	+8

3.3.4.2 Halmabschnittslängen und Halmmassen

Die Quellen / Senkenmanipulationen hatten keine eindeutige Wirkung auf die relativen Halmabschnittslängen oder –Massen (Tab. A-68 und Tab. A-69). Die steigernde Wirkung der erhöhten CO₂ – Konzentration auf Halmlänge und Halmgewicht wurde durch Steigerungen in allen Halmbereichen hervorgerufen. Der oberste Halmschnitt (Peduncle) hatte dabei den höchsten Anteil an Länge (im Mittel 46 % der Gesamtlänge) und Gewicht (im Mittel 41 % des Gesamtgewichts) des Haupthalms. Unter Trockenstressbedingungen war der Anteil des Peduncles an der Gesamtlänge (-1,5 % im Mittel aller Behandlungen) und dem Gesamtgewicht (-3,5 %) des Haupthalms geringfügig niedriger als bei ausreichender Bewässerung.

3.3.4.3 Abschätzung der Senkenausnutzung

Zur Ermittlung der Ausnutzung der Senkenkapazität des wachsenden Korns wurde eine weitergehende Analyse des Tausendkorngewichtes (TKG) nichtmanipulierter und senkenmanipulierter Halme durchgeführt (Tab. 3.6). Das TKG der jeweiligen SM-Behandlung (=100% Referenz) wurde zur Ernte 1995 in unmanipulierten Halmen bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen mit Werten zwischen 97 und 102 % (gute Bewässerung) erreicht, während bei Normal-CO₂ nur 89 % des senkenmanipulierten TKG ermittelt wurde.

Erhöhte O₃ – Konzentrationen und Trockenstress wirkten sich negativ auf die Auffüllrate im Versuchsjahr 1995 aus. Ein anderes Bild ergab sich 1996: In der Kombination +320 / TS erreichten die unmanipulierten Ähren das TKG der senkenmanipulierten Variante (101 %), jedoch nicht unter gut bewässerten Versuchsbedingungen (+320 / GB: 93 %). Bei Normal-CO₂ (NF / GB: 84 %; NF / TS: 72 %) wurden erneut geringere Ausnutzungsraten gefunden, als bei +320 ppm CO₂. Die Vergleiche zur Milchreife bzw. Teigreife lassen keine eindeutigen Rückschlüsse auf Behandlungseffekte zu, auffällig ist allerdings der Rückgang der maximalen Ausnutzung im Ontogenieverlauf im Jahr 1996, z.B. von 109 % zur Milchreife auf 93 % zur Endernte in der Behandlung +320 / GB.

Tab. 3.6

Tausendkorngewichte (TKG) nichtmanipulierter Haupthalmähren in Relation zu senkenmanipulierten Ähren (= 100 % - Wert) der gleichen Behandlungsvariante zu den angegebenen Wuchsstadien (WS) in den Jahren 1995 und 1996. Die Pflanzen waren unterschiedlichen CO₂ – Konzentrationen (NF: Umgebungsluft; +320: um +320 ppm CO₂ erhöhte CO₂ – Konz.) O₃ – Konzentrationen (NF: ungefilterte Umgebungsluft, O₃: O₃ – Zudosierung) und Bewässerungsbedingungen (GB: ausreichende Bewässerung, TS: Trockenstress ab dem 1-Knoten-Stadium) ausgesetzt. Zum WS 92 1995 wurden nur in den Beh. "+160 / NF / GB" und "+320 / O₃ / GB" beide Kammern in die Auswertung einbezogen.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	1995 WS 75-78	1995 WS 92	1996 WS 75	1996 WS 81	1996 WS92
NF	NF	GB	82,6	88,8	102,3	94,5	84,0
+80	NF	GB	89,5	97,2			
+160	NF	GB	92,5	97,7			
+320	NF	GB	82,6	102,5	109,0	98,0	93,2
NF	O ₃	GB	81,8	78,9			
+320	O ₃	GB	84,3	68,2			
NF	NF	TS	76,0	77,4		82,4	71,8
+320	NF	TS	93,4	53,9		95,7	100,7

3.4. Untersuchungen der WSC-Konzentrationen

3.4.1 Diurnale Rhythmik unter simulierten Klimabedingungen

Mit einem Anteil von durchschnittlich 66 % (47 - 87 %) war Saccharose die Hauptkomponente der WSC im untersuchten Blattgewebe (Tab. A-53). Wie in Abb. 3.16 beispielhaft für die Temperaturvariante T15 gezeigt, wurde dieser Metabolit während der Lichtperiode akkumuliert und bei allen Varianten in der anschließenden Dunkelperiode abtransportiert. Die anderen WSC-Komponenten Glucose, Fructose und Fruktane zeigten dagegen keinen ausgeprägten Tagesgang. Die Akkumulation der WSC während der Lichtphase war abhängig vom Lichtangebot und der Temperatur: bei Starklicht sanken die WSC-Akkumulationen mit höheren Temperaturen, während bei Schwachlicht ein Trend zur WSC-Akkumulation bei höheren Temperaturen beobachtet wurde (Abb. 3.17). Die höhere CO₂ - Konzentration hatte bei Starklichtbedingungen (HL / +300) eine stärkere Akkumulation bei der mittleren Temperaturbehandlung (T20) als bei HL / NF zur Folge, bei LL / +300 dagegen wurden bei allen Temperaturen weniger WSC im Blatt akkumuliert als im Vergleich zu LL / NF.

Abb. 3.16

Wirkung verschiedener CO₂ - und Lichtbedingungen auf die Konzentrationen der WSC-Fractionen im Blattgewebe im simulierten Tagesgang der Temperaturbehandlung T15. NF: 390 ppm CO₂, +300: 700 ppm CO₂, LL: Schwachlicht, HL: Starklicht. Dauer der Lichtperiode: 15h, Dunkelperiode: 9h.

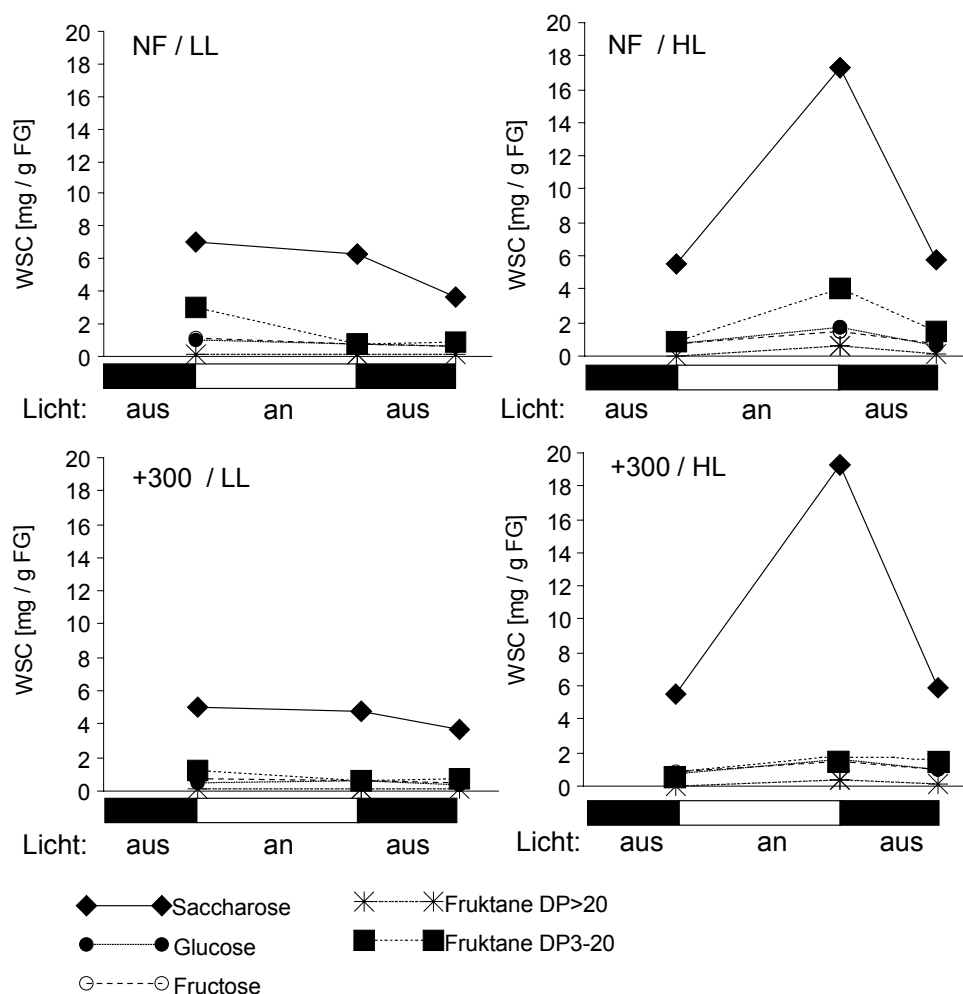
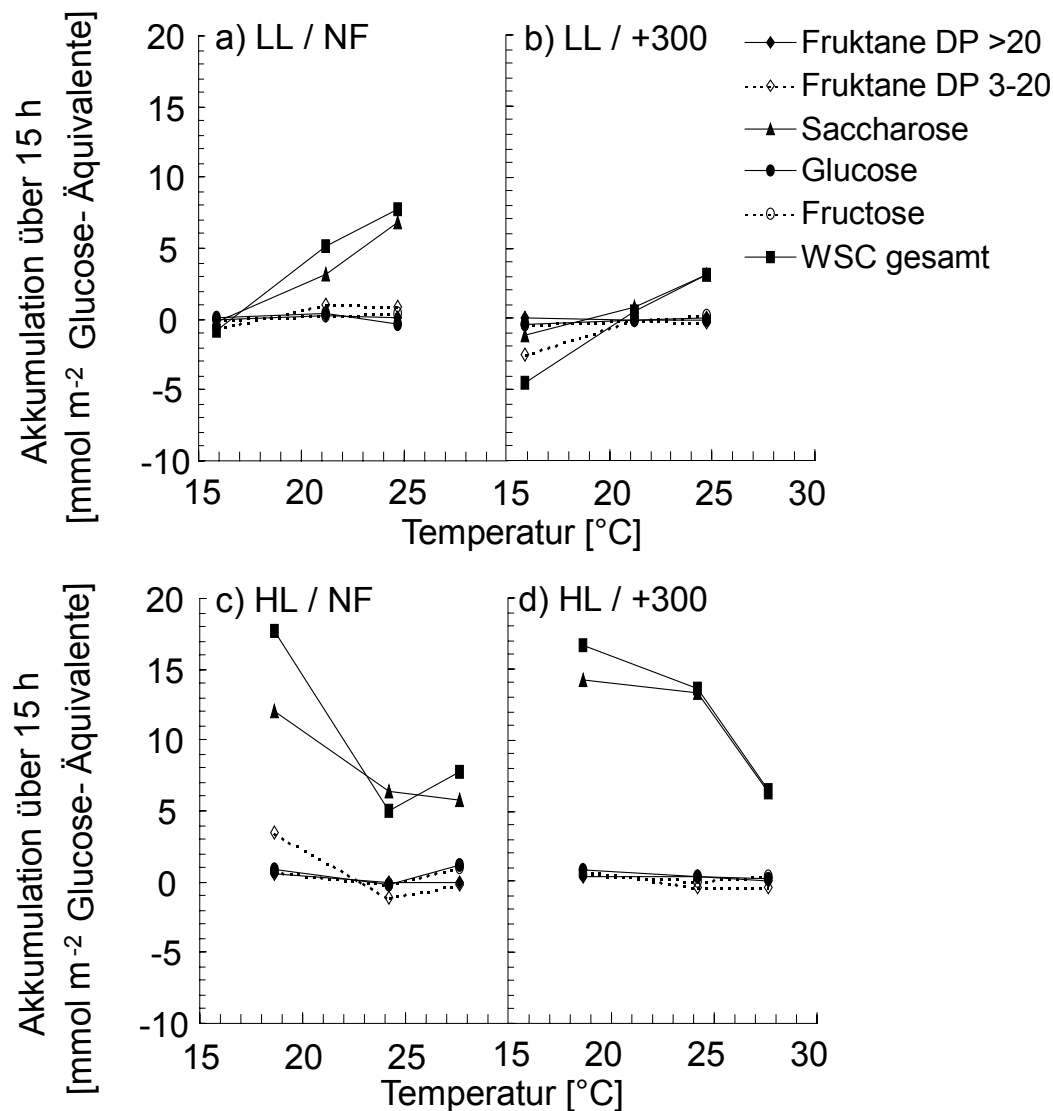


Abb. 3.17

Akkumulation von WSC über 15 h im Blattgewebe in Abhängigkeit von Temperatur, Lichtbedingungen (HL: a,b; LL: c,d) und CO₂ – Konzentrationen (NF: a,c; +300: b,d).
WSC-Akkumulation als g m⁻² grüner Blattfläche.



Bilanzierung

Die auf die gleiche Einheit gebrachten Werte für CO₂ – Assimilation und WSC-Akkumulation wurden zur Bilanzierung des C- Verbleibs miteinander verrechnet (Tab. 3.7). Unter Starklichtbedingungen (780 μE m⁻² s⁻¹) ergab sich eine Wiederfindungsrate von 7-29 % des assimilierten C im akkumulierten WSC-Pool, die höchsten Werte wurden bei beiden CO₂ – Behandlungen bei der T15 - Variante gefunden. Unter Schwachlichtbedingungen wurde weniger CO₂ als bei HL assimiliert, eine WSC- Akkumulation fand bei T15/LL und T20/LL nicht statt (-12 – 2 %). Bei höheren Temperaturen und Schwachlicht (T25/LL) verblieb dagegen ein deutlich höherer Anteil der gebildeten WSC im Blatt (8-27 %). Unter erhöhten CO₂ – Bedingungen (+300 ppm) wurden bei fünf von sechs Kombinationen (3 Temperaturen * 2 Lichtstärken) im Vergleich zu NF ein niedriger WSC-Verbleib im Blatt ermittelt.

Tab. 3.7

Berechnung des WSC-Verbleibs unter simulierten Klimabedingungen. Kalkulierte Photosyntheseraten (A), auf 15h Lichtperiode hochgerechnete CO_2 – Fixierung (C_{ass}) und gemessene WSC-Akkumulation (WSC_{Akk} als C-Differenz vor und nach 15 h Lichtperiode), sowie Bilanzierung des Verbleibs des assimilierten C im WSC-Pool der genannten Temperatur-, Licht- und CO_2 – im CSTR-Versuch 1997. m^2 -Angaben in Bezug zur Bodenfläche.

Behandlung	Temperatur [°C]	A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	C_{ass} [mol C m^{-2}]	WSC_{Akk} [mol C m^{-2}]	WSC – Verbleib [% von C_{ass}]
T15/LL/NF	15,9	10,97	0,59	-0,019	-3,2
T15/LL/+300	15,9	15,92	0,86	-0,104	-12,1
T15/HL/NF	18,6	34,22	1,85	0,539	29,2
T15/HL/+300	18,6	39,74	2,15	0,496	23,1
T20/LL/NF	21,2	14,09	0,76	0,012	1,6
T20/LL/+300	21,2	19,10	1,03	-0,113	-10,9
T20/HL/NF	24,2	30,21	1,63	0,215	13,2
T20/HL/+300	24,2	40,13	2,17	0,413	19,1
T25/LL/NF	24,7	16,15	0,87	0,237	27,2
T25/LL/+300	24,7	21,20	1,14	0,094	8,2
T25/HL/NF	27,6	27,78	1,50	0,172	11,5
T25/HL/+300	27,6	40,37	2,18	0,149	6,8

3.4.2 Diurnale Rhythmik unter naturnahen Klimabedingungen

Die Untersuchungen zum Tagesverlauf der WSC-Konzentrationen in den Pflanzenorganen Blatt, Halm und Wurzel werden im Anschluss getrennt dargestellt. Einen Überblick für das Versuchsjahr 1996 bietet Abb. 3.22, die relevanten Klimavariablen fasst Tab 3.8 zusammen.

Tab. 3.8

Kenndaten der klimatischen Randbedingungen der Untersuchungen zur diurnalen Rhythmik. Mittelwerte (Minimal- und Maximalwerte in Klammern) der Klimavariablen Temperatur, rel. Luftfeuchtigkeit und Strahlung (als mittlere Photonenflußdichte der PAR: PAR-Mittel) der Tagesgänge während der angegebenen Messbereiche vom jeweils 1.Tag sowie PAR-Mittel der drei vorausgegangenen Tage (PAR-Mittel-3).

Datum	Temperatur [°C]	rel. Feuchte [%]	PAR-Mittel [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	PAR-Mittel-3 [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
	06.00-20.00	06.00-20.00	00.00-24.00	00.00-24.00
21./22.7.95	31,2	55,1	431	265
(Tag1)	(19,3-36,5)	(40,0-85,3)	(0 – 1272)	(126-403)
10./11.7.96	20,3	57,7	368	228
(Tag2)	(13,3-25,1)	(42,0-83,0)	(0 – 1179)	(150-380)
15./16.7.96	19,4	59,3	268	259
(Tag3)	(15,4-23,2)	(47,0-81,0)	(0 – 876)	(197-348)
23./24.7.96	25,2	46,8	342	466
(Tag4)	(13,8-30,9)	(28,0-75,0)	(0 – 1380)	(456-480)

3.4.2.1 WSC-Konzentrationen im Blattgewebe

Saccharose war bei allen Tagesgängen die Hauptkomponente der WSC bzw. TNC im Blattgewebe und zeigte einen ausgeprägten Tagesgang im Sinne einer Akkumulationsphase während der Lichtperiode. Fruktane und Stärke akkumulierten ebenfalls während der Lichtphase, während die Monosaccharidkonzentrationen keine diurnale Rhythmik zeigten. Die Schwankungsbreite der WSC-Konzentrationen reichte von 65 – 320 mg g⁻¹ TM, vor Beginn der Lichtperiode wurden bei Normal CO₂ relativ konstante Werte zwischen 101 – 121 mg g⁻¹ TM gefunden (Tab. 3.9, WSCmorgen). Erhöhte CO₂ – Konzentrationen hatten im Tagesverlauf eine komplexe Wirkung auf die WSC-Konzentrationen. Bei mittleren Konzentrationssteigerungen zwischen +14 - +34 % (siehe Tab. 3.9, Gesamt) wurden die stärksten Differenzen zwischen NF und +320 am frühen Abend (siehe Tab. 3.9 WSCabend) und mitten in der Dunkelperiode gefunden. Bei niedriger Einstrahlung sind die angesprochenen Konzentrationssteigerungen durch Hoch-CO₂ schwächer ausgeprägt. So wurden am Tag3, dem Tagesgang mit der niedrigsten PAR, die niedrigsten Steigerungsraten durch CO₂ – Erhöhung und die niedrigsten morgendlichen WSC-Konzentrationen gefunden. Für beide CO₂ – Konzentrationen wurden die höchsten WSC-Akkumulationen im Blattgewebe am Tag1, dem Tag mit der höchsten Strahlungsmenge, gefunden. Der Einfluss der Temperatur, der Luftfeuchtigkeit und des Wuchsstadiums auf die WSC-Konzentrationen im Blattgewebe lässt sich wegen der herausragenden Rolle der PAR und der Kopplung von hohen Temperaturen mit hoher Einstrahlung (Tag1 und Tag4) bei den unter natürlichen Klimabedingungen durchgeführten Tagesganguntersuchungen nicht eindeutig verifizieren.

Tab. 3.9

Berechnung des CO₂ – Effekts auf die Gesamt-WSC-Konzentrationen im Blatt- und Halmgewebe. Gesamt-WSC vor der Dunkelperiode (WSCabend von 20.15 – 21.25 Uhr) und vor Beginn der nächsten Lichtperiode (WSCmorgen von 5.15 Uhr – 5.50 Uhr) bei Normal-CO₂ (NF) und erhöhten CO₂ – Konzentrationen (+320) sowie mittlerer Steigerungseffekte bei +320 ppm CO₂ gegenüber NF (CO₂ – Effekt; nur GB-Varianten). Gesamt: alle Termine; WSC-Konzentrationen in Bezug auf Trockengewicht. Angabe der Wuchsstadien nach TOTTMAN UND BROAD (1987). WSCabend und WSCmorgen: n = 4, Gesamt, Tag1,3,4: n = 32, Topfpflanzen, Gesamt, Tag2: n = 12, Bestandespflanzen. Signifikanz der Gesamt-CO₂ – Wirkung aus ANOVA-Bestimmung.

Tagesgang	Wuchs-Stadium	WSCabend			WSCmorgen			Gesamt CO ₂ – Effekt Signifikanz [%]
		NF	+320	CO ₂ – Effekt	NF	+320	CO ₂ – Effekt	
		[mg g ⁻¹]	[mg g ⁻¹]	[%]	[mg g ⁻¹]	[mg g ⁻¹]	[%]	
Fahnenblatt								
Tag1	80 ³⁾	188	273	+45	121	141	+17	+21 n.s.
Tag2	69	123	167	+36	101	118	+17	+23 *
Tag3	75	168	175	+4	113	107	-5	+14 n.s.
Tag4	80	182	203	+12	117	156	+34	+34 **
Halm								
Tag1	80 ³⁾	88	113,1	29	44,3	75,1	70	+83 ***
Tag3 Ped ¹⁾	75	177	186	+5	140	167	+19	+5 n.s.
Tag3 Rest ²⁾	75	240	252	+5	226	294	+30	+16 **
Tag4 Ped ¹⁾	80	199	225	+13	188	194	+4	+3 *
Tag4 Rest ²⁾	80	227	255	+12	260	285	+9	+14 *

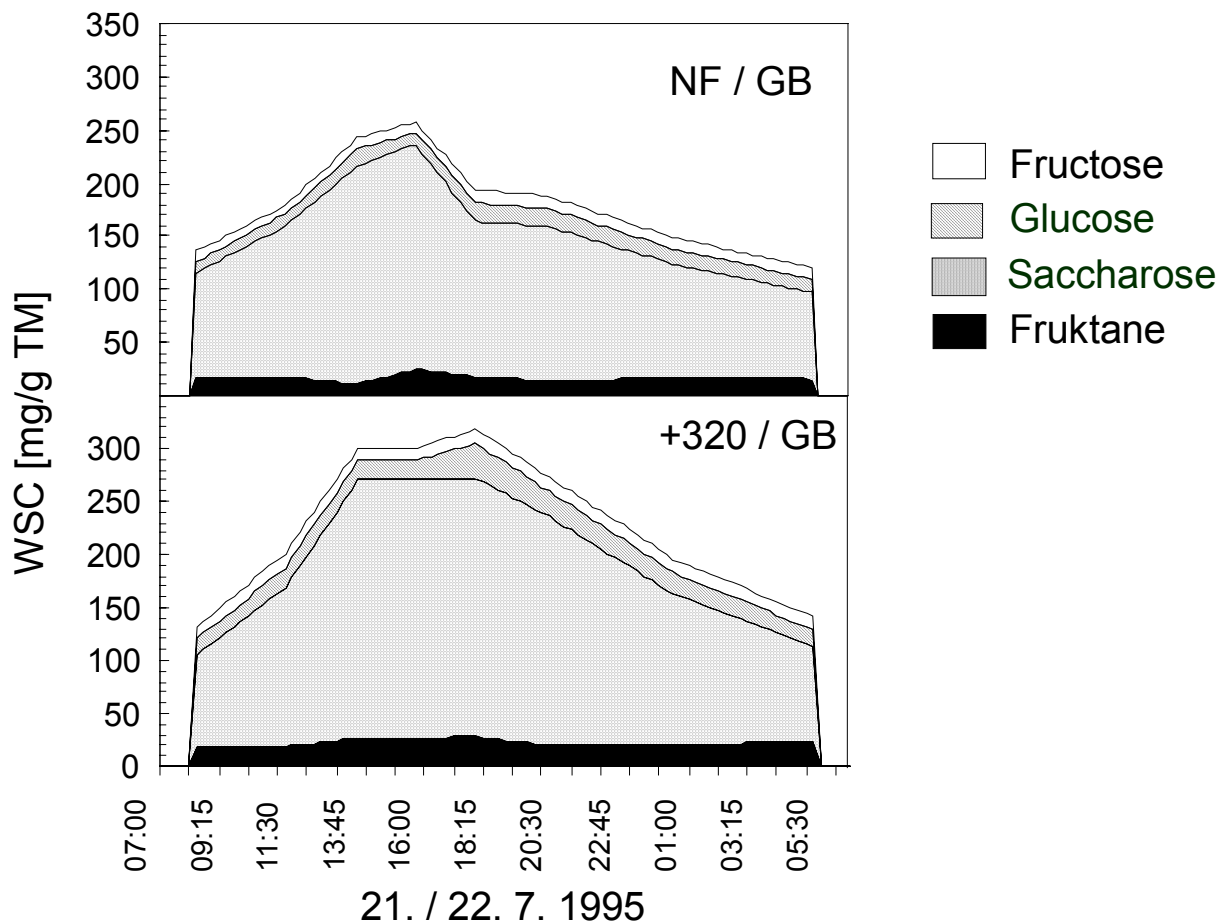
¹⁾ Peduncle (oberster Halmabschnitt) ²⁾ Resthalm (ohne Peduncle) ³⁾ WSC-Bestimmungen erfolgten an Nebentrieben wegen durch Mehltaubefall hervorgerufener verfrühter Blattseneszenz am Haupthalm

Tag1

Wie aus Abb. 3.18 und Tab. A-42 ersichtlich, fand am Tag1 im Blattgewebe bei beiden CO₂ – Konzentrationen ein deutlicher Tagesgang (statistisch signifikant) der Saccharose-Konzentrationen statt. Dieses Disaccharid hatte einen mittleren Anteil an den Gesamt-WSC von 81,8 % (NF: 83,1 %, +320: 80,5 %) bei einer Schwankungsbreite im Tagesverlauf von 72,6 – 89,7 %. Bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen wurde die höchste WSC - Akkumulation mit 32 % der Trockenmasse gegen 17.45 Uhr gefunden, während bei NF zu diesem Tageszeitpunkt schon ein Rückgang der WSC-Konzentrationen zu verzeichnen war (Maximalwert: 26 % der TM um 15.45 Uhr). Im Mittel aller Termine wurden unter erhöhten CO₂ – Bedingungen um + 21 % höhere WSC – Konzentrationen gefunden, signifikant höhere Werte bei +320 gegenüber NF wurden dabei bei den Fraktionen Fruktan DP > 20, Glucose und Fructose gefunden.

Abb. 3.18

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen in Fahnenblättern zum WS 80 im Jahr 1995 (Tag1). Die Bestimmungen erfolgten bei normalen CO₂ – Konzentrationen (a) und um 320ppm erhöhten CO₂ – Konzentrationen (b) an Topfpflanzen auf Torfsubstrat. TM: Trockenmasse.

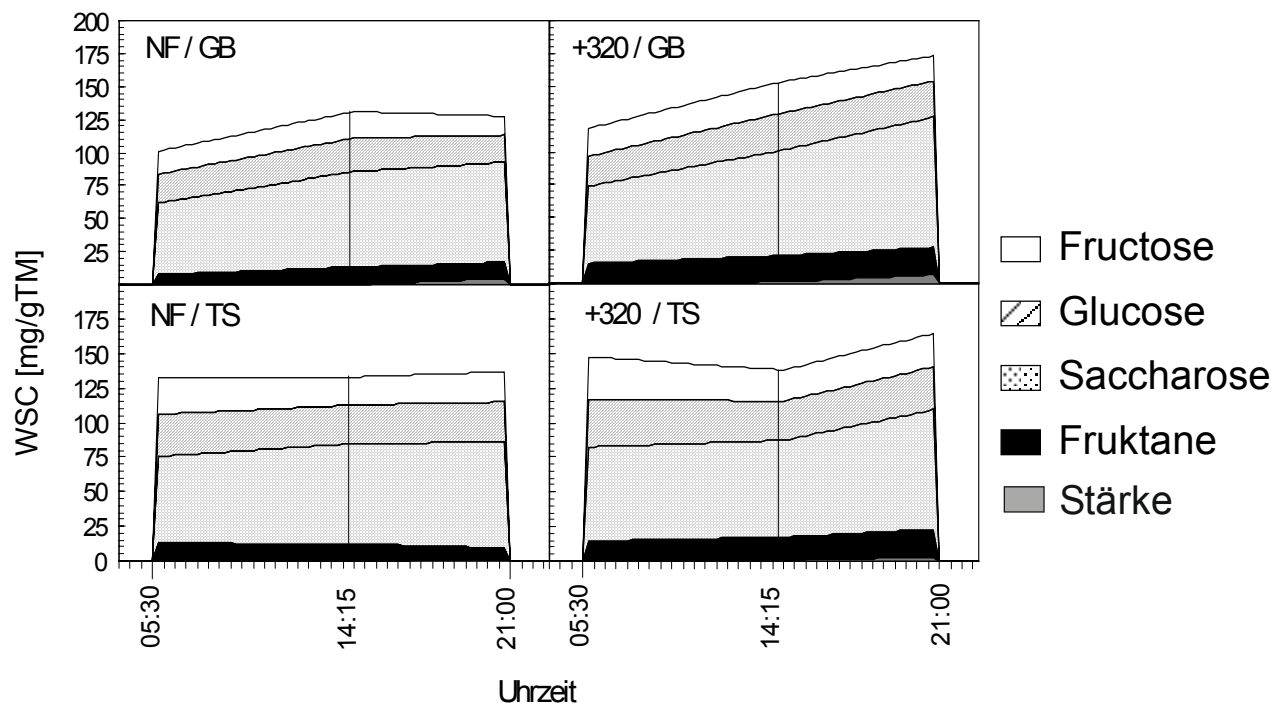
**Tag2**

In Abb. 3.19 und Tab. A-44 sind die WSC- und Stärke-Konzentrationen im Blattgewebe (Fahne und Blatt unterhalb Fahne) aufgeführt. Stärke konnte nur am Tagesende (21:00 Uhr) mit Sicherheit nachgewiesen werden, an beiden anderen Terminen (14:15 Uhr und 05:30 Uhr) lagen die Stärkekonzentrationen aller Behandlungen an der Nachweisgrenze. Auch die Hauptkomponente der WSC, Saccharose (53 % Anteil an den Gesamt-WSC im Mittel aller

Datensätze), zeigte einen signifikant nachweisbaren Tagesgang. Die Fruktane hingegen akkumulierten während der Lichtphase nur bei ausreichender Bewässerung. Die Monosaccharide zeigten keine ausgeprägten Tagesgänge. Unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen (+320 gegenüber NF) stiegen die Werte für Fruktane und Saccharose signifikant an. Unter Trockenstress war der Tagesgang der WSC-Fractionen nur schwach ausgeprägt, die Monosaccharidkonzentrationen im Blattgewebe waren im Vergleich zu den ausreichend bewässerten Varianten signifikant erhöht. Eine Wechselwirkung zwischen CO₂ – Konzentration und Wasserversorgung auf die Kohlenhydratkonzentrationen wurde nicht festgestellt.

Abb. 3.19

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen in Fahnenblättern zur Anthese im Jahr 1996 (Tag2). Die Bestimmungen erfolgten bei normalen CO₂ – Konzentrationen (links) und um 320ppm erhöhten CO₂ – Konzentrationen (rechts) an Bestandespflanzen mit ausreichender (oben) unter eingeschränkter Wasserversorgung (unten, TS) TM: Trockenmasse.



	Stärke	Fruktane	Saccharose	Glucose	Fructose	WSC gesamt
Erntezeitpunkt	***	ns	***	ns	ns	*
CO ₂	ns	***	*	ns	ns	**
H ₂ O	(*)	ns	ns	*	*	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Tag3

Saccharose bildete mit im Mittel 68,4 % Anteil an den Gesamt - WSC (NF: 68,9 %, +320: 67,9 %) die Hauptkomponente der WSC im Blattgewebe und war neben der Fruktan DP 3-20 – Fraktion die einzige Komponente mit signifikanten Änderungen im Sinne einer Akkumulation im Tagesverlauf (Abb. 3.20, Tab. A-45). Die maximale Akkumulation an Kohlenhydraten wurde bei beiden CO₂ – Behandlungen mit 17 % der Trockenmasse direkt nach Ende der Lichtperiode (21:25 Uhr) verzeichnet. Erhöhte CO₂ – Konzentrationen führten

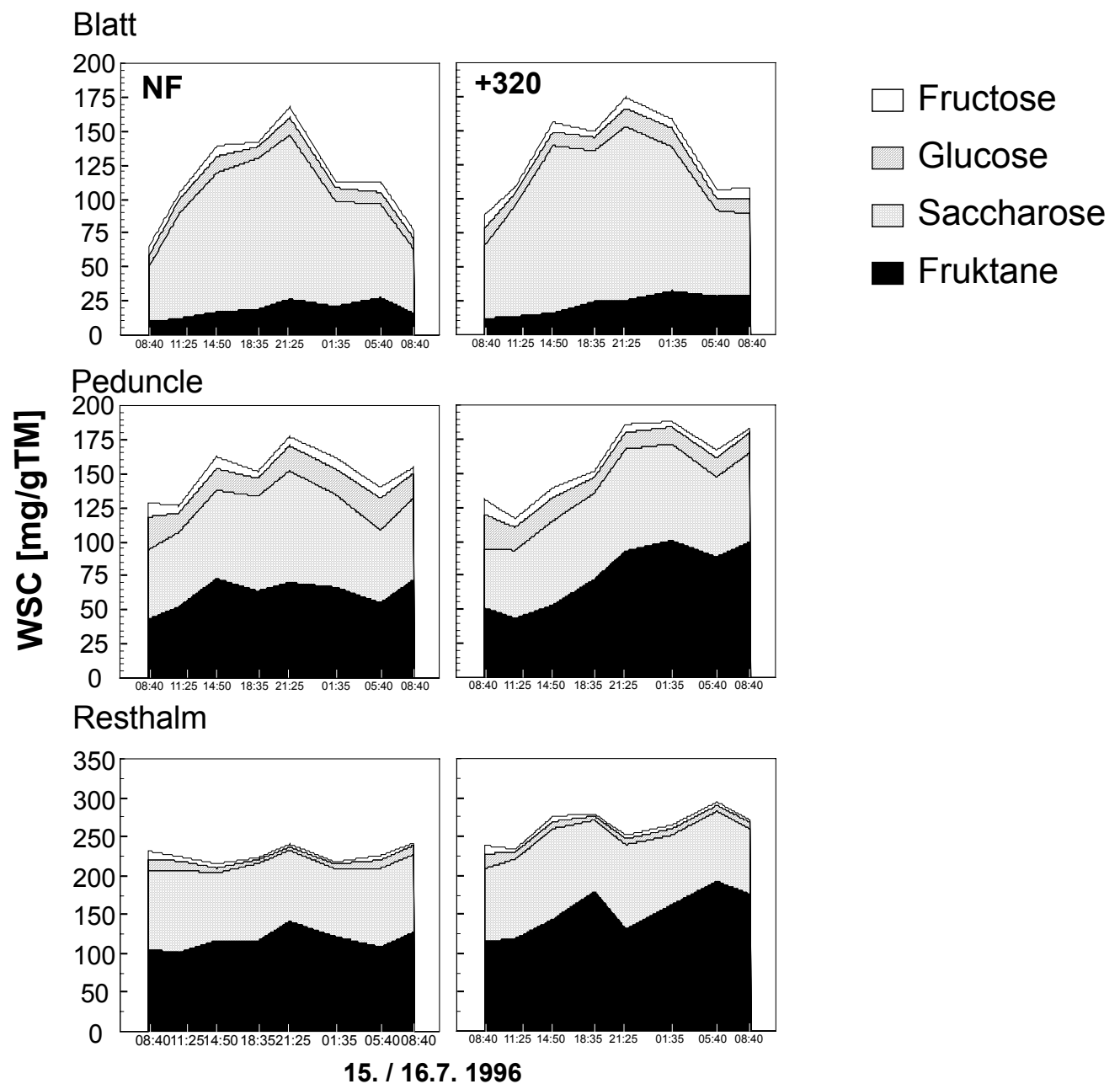
im Mittel zu +14 % höheren WSC – Konzentrationen gegenüber NF im Blatt (alle Fraktionen erhöht, signifikant nur bei der Fraktion Fruktan DP > 20).

Tag4

Mit durchschnittlich 65,2 % Anteil (NF: 66,2 %, +320: 64,3 %) an den Gesamt - WSC war Saccharose Hauptkomponente der WSC-Fraktion im Blattgewebe im Tagesverlauf (Tab A-49). Bei beiden CO₂ – Varianten war Saccharose für die deutlichen Schwankungen der Gesamt-WSC-Konzentrationen im Bereich von 9 – 24 % der TM hauptverantwortlich. Die deutliche Akkumulationsphase während der Lichtperiode erreichte bei NF mit 18,1 % WSC-Anteil an der TM um 21:25 Uhr ihren Höhepunkt, während der Maximalwert bei der Behandlung +320 mit 24,4 % der TM schon um 14:35 Uhr erreicht wurde. Die Monosaccharide Glucose und Fructose zeigten bei beiden CO₂ – Varianten im Zeitraum 08:30 Uhr bis 11:25 Uhr einen deutlichen Konzentrationsanstieg (z.B. Glucose in NF: von 1,05% auf 2,57 % Anteil am TM), im weiteren Tagesverlauf änderten sich die Werte für die Monosaccharide nur unwesentlich. Erhöhte CO₂ – Konzentrationen erhöhten die WSC-Konzentrationen im Blatt zu allen Ernteterminen (im Mittel um 34 %), alle WSC-Fractionen hatten Anteil an dieser Steigerung (bis auf Fructose signifikante Wirkung des Faktors CO₂).

Abb. 3.20

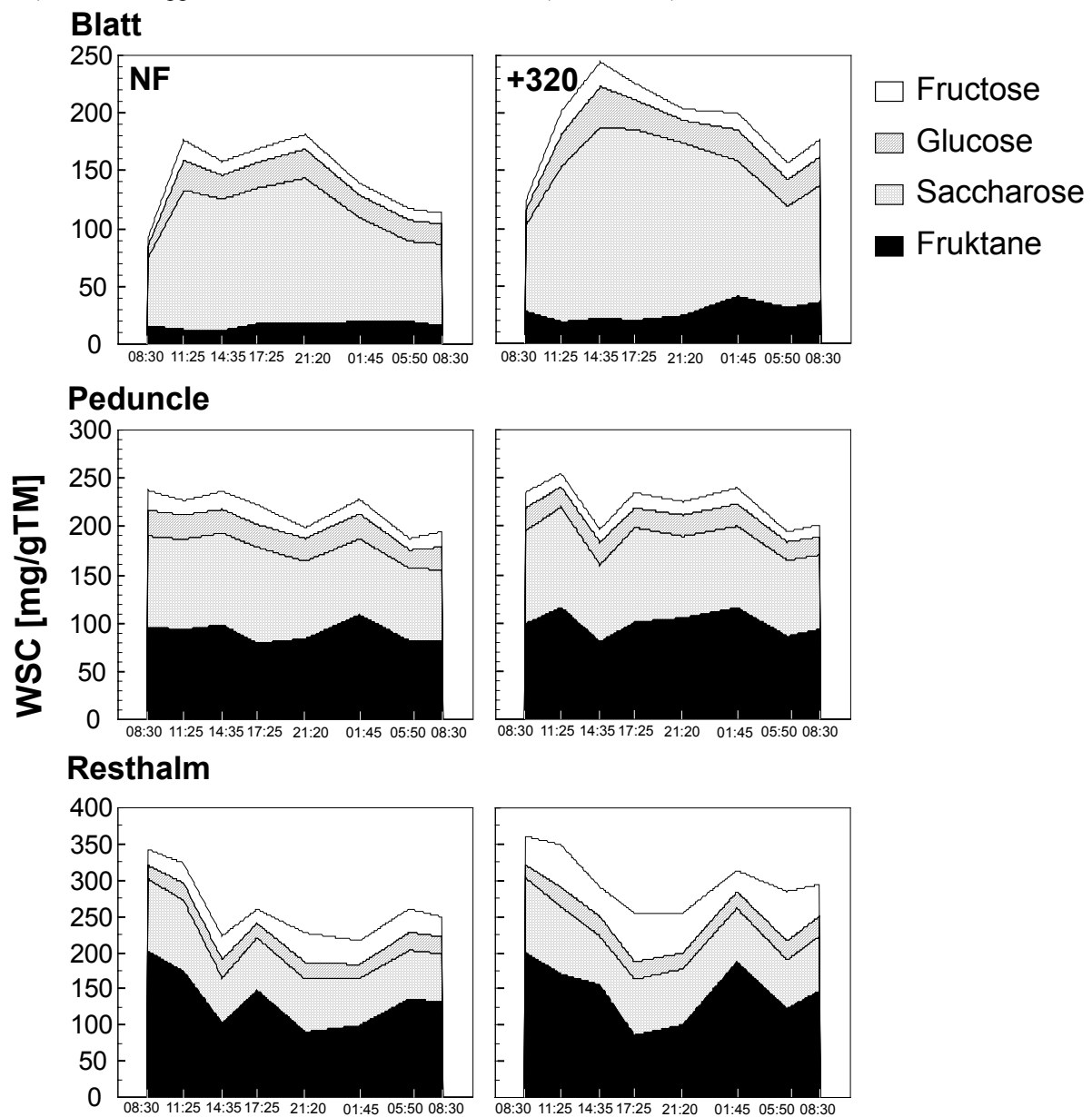
Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen in Blättern und Halmabschnitten zur Milchreife im Jahr 1996 (Tag3). Die Bestimmungen erfolgten bei normalen CO₂ – Konzentrationen (NF, links) und um 320ppm erhöhten CO₂ – Konzentrationen (+320, rechts). TM: Trockenmasse.



	Fruktane	Saccharose	Glucose	Fructose	WSC gesamt
Blätter					
CO ₂	ns	**	ns	ns	**
Erntezeitpunkt	*	***	ns	(*)	***
Peduncle					
CO ₂	*	ns	(*)	(*)	(*)
Erntezeitpunkt	*	***	*	***	***
Resthalm					
CO ₂	*	ns	ns	ns	***
Erntezeitpunkt	*	ns	**	***	ns

Abb. 3.21

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen in Blättern und Halmabschnitten zur Teigreife im Jahr 1996 (Tag4). Die Bestimmungen erfolgten bei normalen CO₂ – Konzentrationen (NF, links) und um 320ppm erhöhten CO₂ – Konzentrationen (+320, rechts). TM: Trockenmasse.



23. / 24.7. 1996

	Fruktane	Saccharose	Glucose	Fructose	WSC gesamt
Blätter					
CO ₂	***	*	*	(*)	**
Erntezeitpunkt	ns	***	*	*	**
Peduncle					
CO ₂	ns	ns	*	ns	*
Erntezeitpunkt	ns	***	ns	(*)	(*)
Resthalm					
CO ₂	ns	ns	ns	**	*
Erntezeitpunkt	ns	***	ns	ns	(*)

3.4.2.2 WSC-Konzentrationen im Halmgewebe

Fruktane und Saccharose waren in allen Halmabschnitten die dominierenden WSC-Fraktionen, im Resthalm wurden höhere WSC-Konzentrationen ermittelt als im Peduncle. Die WSC-Konzentrationen im Halm unterlagen nur am Tag1, also dem Tag mit der höchsten PAR, einem ausgeprägten Tagesgang im Sinne einer Akkumulation von WSC während der Lichtperiode. Detaillierte Tagesganguntersuchungen des Halmgewebes an Tag3 und Tag4 ergaben im Peduncle eine schwache Saccharoseakkumulation während der Lichtphase. Zu Beginn von Tag4 wurden nach vorangegangenen Tagen mit hoher PAR hohe WSC-Konzentrationen im Resthalm gefunden, welche bis zur Mittagszeit zurückgingen. Erhöhte CO₂ – Konzentrationen hatten eine Erhöhung der WSC-Konzentrationen im Halm zur Folge, im Resthalm war dieser Effekt deutlich stärker als im Pedunclegewebe. Der fördernde Effekt der CO₂ – Anreicherung auf die WSC war während der Dunkelperiode tendenziell stärker ausgeprägt.

Tag1

Aufgrund der fortgeschrittenen Lagerungsdauer konnten für das Halmgewebe nur noch Gesamt-WSC Konzentrationen ermittelt werden (teilweise Hydrolyse der Fruktane, siehe Tab. A-43). Im Halmgewebe wurden von Ernte zu Ernte starke Schwankungen der WSC-Konzentrationen gefunden, offensichtlich war das aus Nebentrieben bestehende Material nicht homogen. Bei beiden CO₂ – Behandlungen wurden um 20:15 Uhr die höchsten WSC – Werte im Halmgewebe ermittelt. Im Resthalm (ohne Peduncle) und unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen wurden höhere WSC-Konzentrationen gefunden, so waren im Gesamthalm im Mittel aller Erntetermine bei +320 um 83 % höhere WSC - Werte gegenüber NF zu verzeichnen.

Tag3

Im Pedunclegewebe dominierten die Fruktane (34 – 54 %, bei 44 % im Mittel Anteil an den Gesamt-WSC) und Saccharose (33 – 46 % bei im Mittel 40 %) die WSC- Fraktion (Abb. 3.20, Tab A-46). Die tageszeitlichen Schwankungen der WSC – Konzentrationen im Peduncle waren weniger ausgeprägt als im Blattgewebe, jedoch bei allen Fraktionen signifikant. Saccharose erreicht um 21:25 Uhr bei beiden CO₂ – Konzentrationen die Höchstwerte, während die Fruktankonzentrationen bei NF ebenfalls um 21:25 Uhr am höchsten waren und bei +320 während der Dunkelperiode noch weiter anstiegen (Maximalwert der Gesamt-Fruktankonzentrationen bei +320 um 0:25 Uhr). Die tageszeitlichen Schwankungen der Monosaccharide zeigten keine eindeutige Tendenz (Höchstwerte bei der ersten Ernte um 08:40 Uhr). Erhöhte CO₂ – Konzentrationen wirkten im Mittel um 4,9 % erhöhend auf die Gesamt-WSC- Konzentrationen bei einer maximalen Steigerung um 19 % am Ende der Dunkelperiode um 05:40 Uhr, die Fraktion Fruktan DP > 20 wies dabei als einzige Fraktion signifikant höhere Werte im Mittel aller Ernten gegenüber NF auf.

Am Tag3 wurden im Resthalm mit 25 % Anteil an der Trockenmasse (NF: 22 – 24 %, +320: 23 – 29 % je nach Erntetermin) die höchsten WSC – Konzentrationen im Vergleich zu Blatt und Peduncle ermittelt (Abb. 3.20, Tab A-47). Saccharose (40 %) und Fruktane (54 %) hatten dabei den größten Anteil an den Gesamt – WSC. Ein eindeutiger Tagesgang konnte für keine WSC-Komponente ermittelt werden, allerdings kam es bei +320 ppm CO₂ von Ernte zu Ernte zu einer immer stärkeren Akkumulation von Fruktanen. Unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen wurden um 15,9 % höhere Gesamt- WSC Konzentrationen im Vergleich zu NF festgestellt, die signifikant höheren Fruktanmengen trugen entscheidend zu diesem Effekt bei.

Tag4

Im Peduncle konnte nur für Saccharose eine signifikante Änderung der Konzentration im Tagesverlauf ermittelt werden (Abb. 3.21, Tab A-50). Mit durchschnittlich 39,6 % Anteil an der Gesamt-WSC-Fraktion war Saccharose nach den Fruktanen (43,1 %) die zweithäufigste WSC-Komponente. Im Tagesverlauf schwankten die Saccharosekonzentrationen von 7,4 % - 9,9 % Anteil an der TM (NF) sowie von 7,7 % - 10,4 % (+320). Die Schwankungen zwischen den Ernteterminen waren zu groß, um eine eindeutige Akkumulationsphase der Saccharose bzw. der Gesamt-WSC verifizieren zu können. Die CO₂ – Bedingungen hatten keinen signifikanten Einfluss auf die WSC-Konzentrationen (im Mittel Steigerung des WSC-Anteils an der TM von 21,7 % bei NF auf 22,3 % bei +320).

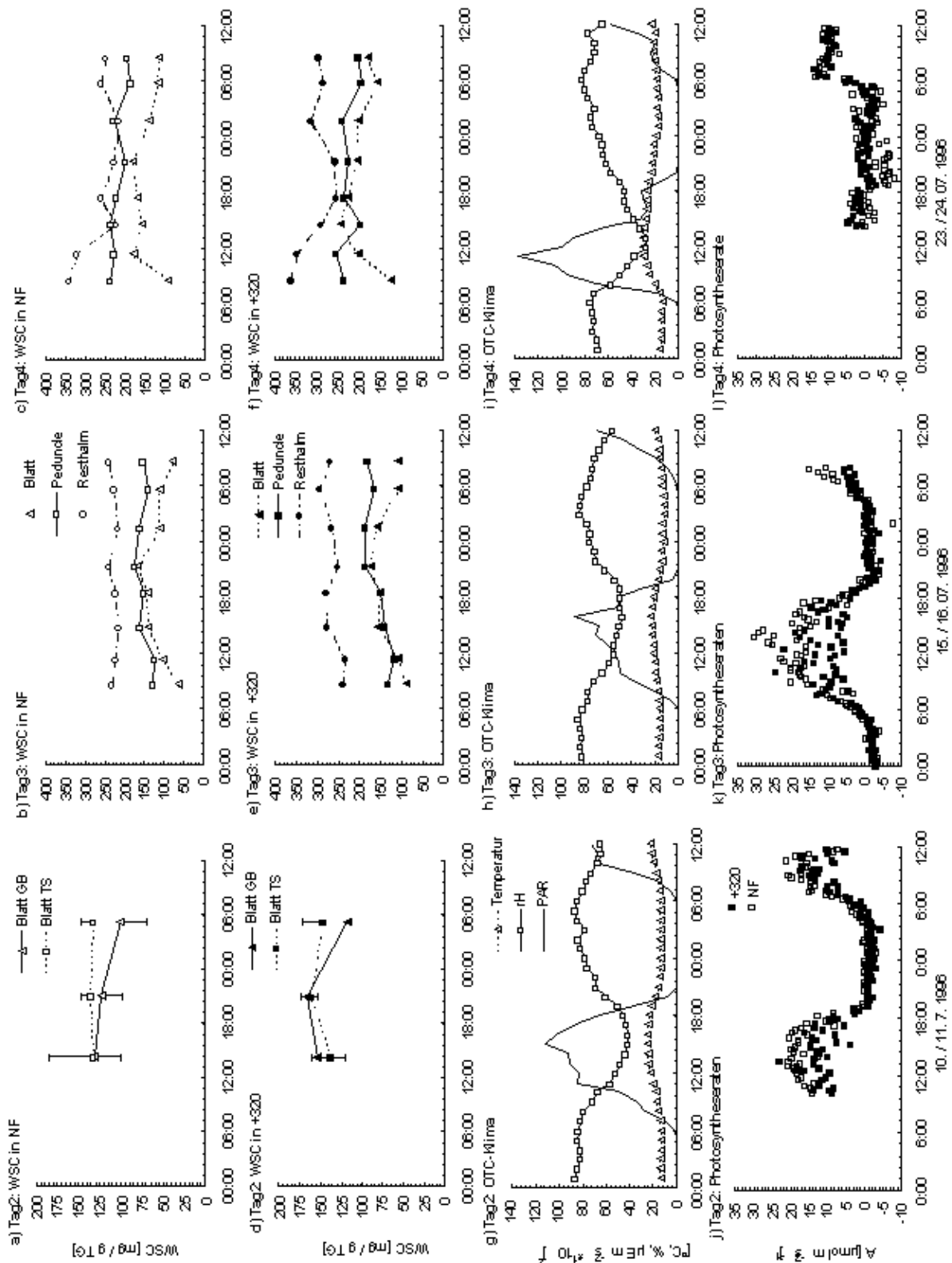
Der Resthalm war mit durchschnittlich 26,3 % (NF) sowie 30,0 % (+320) die WSC- reichste Pflanzenfraktion am Tag4 (Abb. 3.21, Tab. A-51). Fruktane bildeten mit durchschnittlich 49,4 % (33,7 % – 58,9 %) den Hauptanteil der WSC-Fraktion, während Saccharose mit 27,6 % (23,1 % - 31,9 %) Anteil an den Gesamt-WSC zweithäufigste WSC-Komponente war. Die höchsten WSC – Konzentrationen wurden für beide CO₂ – Varianten bei den beiden ersten Ernten um 08:30 Uhr und 11:25 Uhr ermittelt, ab 14:35 Uhr blieben die WSC – Gesamtgehalte bei beiden CO₂ – Behandlungen auf einem gleichbleibenden Niveau. Ein signifikanter Einfluss des Erntetermins auf die Saccharosekonzentration beruht auf die hohen Werte der ersten beiden Ernten, ansonsten konnte kein Anzeichen eines Tagesganges der WSC – Konzentrationen im Halm festgestellt werden. Die Analyse der Klimabedingungen der Vortage ergab Werte von 456 – 480 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR im Tagesmittel vom 20.07. –22.07., während am 23. 07.mit 342 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR im Tagesmittel deutlich geringere Strahlungswerte ermittelt wurden. Erhöhte CO₂ – Konzentrationen hatten im Mittel aller Erntetermine eine Steigerung der Gesamt-WSC Konzentration um 14,3 % gegenüber NF zur Folge, für die Fraktionen Fruktan DP > 20 und Fructose war dieser Anstieg signifikant.

3.4.2.3 WSC-Konzentrationen im Wurzelgewebe

Der Tagesgang der WSC-Konzentrationen im Wurzelgewebe wurde exemplarisch am Tag3 ermittelt (siehe Tab. A-48). Die CO₂ – Konzentration hatte bei mittleren Gesamt-WSC-Konzentrationen von 3,6 % (NF) und 4,1 % (+320 ppm CO₂) keinen signifikanten Einfluss auf die WSC-Konzentration und WSC-Zusammensetzung im Wurzelgewebe. Da sich auch keine Wechselwirkung zwischen Erntezeitpunkt und CO₂ – Konzentration nachweisen ließ, wurde durch Zusammenfassung der Daten beider CO₂ – Behandlungen eine ANOVA für den Faktor Termin durchgeführt (siehe Tab. A-48). Bis auf die hochpolymeren Fruktane (Fruktan DP>20) wiesen alle WSC-Fraktionen signifikante Konzentrationsunterschiede im Tagesverlauf auf. Besonders ausgeprägt war ein deutlicher Anstieg der niederpolymeren Fruktane (von 1,0 % auf 2,1 %) und Saccharose (von 0,3 % auf 3,4 % der Trockenmasse) zwischen 21:35 Uhr und 01:35 Uhr. Die höchsten Monosaccharidkonzentrationen (Glucose und Fructose) wurden dagegen schon um 21:35 Uhr ermittelt. Bei der letzten Ernte um 08:40 Uhr wurden mit 6,1 % WSC in der Trockenmasse signifikant höhere WSC-Konzentrationen ermittelt, als zur gleichen Tageszeit am Vortag (1,9 %).

Abb. 3.22

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen in den Fraktionen Blatt, Peduncle und Resthalm bei zwei CO₂-Konzentrationen an drei Terminen 1996. Die Analysen erfolgten zum Anthese-Ende (WS 69: Tag2, a und d, zwei Bewässerungsvarianten), während der Milchreife (WS 75: Tag3, b und e) und Anfang Teigreife (WS 80: Tag4, c und f). Dargestellt sind ferner die Klimabedingungen (g-i; Temperatur in °C, rel. Feuchte in %, PAR in $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1} \cdot 10^2$) und CO₂-Assimilationsraten (j,k,i). Am Tag4 Photosyntheseraten für Behandlung "+320" gemessen bei Begasung mit Umgebungsluft ohne CO₂-Anreicherung.



3.4.3 WSC-Konzentrationen im Ontogenieverlauf

Der Schwerpunkt der Untersuchungen der WSC-Konzentrationen im Ontogenieverlauf lag in den Halmkonzentrationen während der Kornfüllungsphase. Hier kam es im Basisexperiment zu einer stetigen Abnahme des WSC-Pools im Halm im Verlauf der Kornfüllung. Exemplarische Analysen aller Pflanzenfraktionen zur Anthese ergaben insbesondere im Jahr 1996 charakteristische Unterschiede der WSC-Komposition der Pflanzenorgane. Die im Jahr 1994 bis zur Anthese analysierten Blatt-WSC zeigten keine eindeutigen Trends auf. Darüber hinaus enthält dieses Kapitel eine Analyse des Einflusses der Klimabedingungen sowie eine Bilanzierung zum Beitrag der Halmreserven an der Kornfüllung.

3.4.3.1 Einfluss saisonaler Klimabedingungen

Eine kurz- oder mittelfristige Wirkung der Klimaparameter Temperatur und Strahlung auf die WSC-Konzentrationen im Haupthalm (Kontrollbehandlung NF / GB) zur Anthese konnte durch den Vergleich der drei Versuchsjahre nicht ermittelt werden (Tab. 3.10). So waren bei ähnlichen Klimabedingungen 1995 erheblich höhere WSC-Konzentrationen als 1994 festzustellen. Im Versuchsjahr 1996 wurden dagegen zur Anthese bei deutlich niedrigeren Strahlungswerten und Temperaturen als 1995 ähnlich hohe WSC-Konzentrationen im Haupthalm ermittelt.

Tab. 3.10

Gegenüberstellung von Klimakennwerten und WSC-Konzentrationen im Halm zur Anthese. Mittelwerte für Temperatur- und Strahlung (als PAR) im Zeitraum 1 Tag, 1-3 Tage und 1-5 Tage vor den Ernten zur Anthese in den Jahren 1994-96 sowie die WSC-Konzentrationen im Halmgewebe von Haupthalmen (Kontrollbehandlung NF / GB).

Parameter	Zeitraum [Tage vor Antheseernte]	04.07.1994 (Topfversuch, LS)	29.06.1995 Bestand	10.07.1996 Bestand
Strahlung [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR]	-1	408	450	155
	-1 bis -3	397	455	228
	-1 bis -5	412	409	198
Temperatur [°C]	-1	24,2	21,8	14,7
	-1 bis -3	21,3	22,4	15,7
	-1 bis -5	21,2	21,1	16,0
WSC im Halm [mg / g TM]		107,5	258,3	246,1

3.4.3.2 Versuchsjahr 1994

Für die Blattgewebsfraktionen wurden aufgrund teilweiser Hydrolyse der WSC nur Gesamt-WSC-Konzentrationen ermittelt. An jedem Erntetermin wurden zur besseren Vergleichbarkeit lichtexponierte Blätter zum gleichen Tageszeitpunkt (10.00 – 12.00 Uhr) geerntet, dennoch zeigten die WSC-Konzentrationen im Blattgewebe eine große Variabilität, z.B. wurden in der Kontrollbehandlung (NF / GB) 6,1 % (WS 31), 4,2 % (WS 39) und 3,9 % (WS 65) Gesamt-WSC in der TM ermittelt bei hohen Standardabweichungen (Tab. A-54). Erhöhte CO_2 -Konzentrationen bewirkten zum WS 31 und 65 eine deutliche Konzentrationssteigerung der WSC, nicht jedoch zum WS 39. Trockenstress hatte zum WS 65 gesteigerte WSC-Konzentrationen zur Folge (im Mittel beider CO_2 -Behandlungen um +46 %).

Die WSC-Konzentrationen im Halm- und Ährgewebe zur Anthese waren gegenüber dem Blattgewebe deutlich erhöht (Tab. A-55 und Tab. A-56). Während der Effekt erhöhter CO_2 -

Konzentrationen bei beiden Gewebearten und Bewässerungsvarianten unbedeutend war (1-4 % Steigerung bei +320 gegenüber NF), hatte Trockenstress im Mittel beider CO₂ – Varianten eine Konzentrationserhöhung der Gesamt-WSC um +42 % (Halmgewebe) sowie um + 8 % (Ähre) gegenüber den gut bewässerten Varianten zur Folge. Die Erhöhung der Gesamt- WSC bei Trockenstress beruhte beim Halmgewebe auf einer Erhöhung der Fruktankonzentration (+ 67 %) sowie beim Ährgewebe auf einer Erhöhung der Saccharosekonzentration (+86 % bei +320 gegenüber NF). Die Zusammensetzung der Gesamt-WSC unterlag bei Halm- und Ährgewebe einer hohen Variabilität, weshalb keine eindeutige Aussage zur CO₂ – Wirkung auf die WSC-Komposition gemacht werden kann.

3.4.3.3 Versuchsjahr 1995

Im Jahr 1995 wurden nur Halmproben zur Anthese, zur Milchreife und Endernte auf ihren WSC-Gehalt hin untersucht. Einen Eindruck über die WSC-Konzentrationen im Haupthalm unmanipulierter Pflanzen liefert Abb. 3.24, Variante KM. Unter gut bewässerten Bedingungen bildeten die WSC im Mittel aller untersuchten Behandlungen zur Anthese 27 %, zur Milchreife 13 % und zur Endernte < 1 % der Halm-Trockenmasse (vergl. Tab. A-57 und Tab. A-58). Zur Anthese bewirkten um +320 ppm erhöhte CO₂ – Konzentrationen einen signifikanten Anstieg der Fruktankonzentrationen, jedoch keine statistisch nachweisbare Steigerung der Gesamt-WSC Konzentrationen gegenüber Behandlungen unter Normal – CO₂. Erhöhte O₃ – Konzentrationen führten zur Anthese zwar zu einer signifikanten Senkung der hochpolymeren Fruktane, hatten aber im Vergleich zu den Behandlungen ohne O₃ – Zudosierung keinen eindeutig nachweisbaren Effekt auf andere WSC-Fraktionen oder die Gesamt-WSC Konzentrationen. Trockenstress wirkte sich zur Anthese mindernd auf die WSC-Konzentrationen im Halm aus (signifikant für alle Fraktionen außer Fructose), wobei gleichzeitig erhöhte CO₂ – Konzentrationen diesen Trend abmilderten (Gesamt-WSC: NF / TS: 9 %, +320 / TS: 20 %). Zur Milchreife hatten erhöhte CO₂ (+46 %) – und O₃ – Konzentrationen (+54 %) und Trockenstress (+ 32 %) eine WSC-Konzentrationssteigerung im Halm zur Folge, allerdings sind diese Ergebnisse – wie auch die Ergebnisse zur Kornreife – aufgrund der begrenzten Probenzahl nicht statistisch absicherbar. Bei Kombination von erhöhten CO₂ – Konzentrationen und Trockenstress verblieben zur Kornreife noch eindeutig nachweisbar WSC (5,7 % der TM bei +320 / TS) im Halmgewebe, während bei NF / TS und den gut bewässerten Behandlungsvarianten WSC-Konzentrationen < 1 % der TM gefunden wurden.

3.4.3.4 Versuchsjahr 1996

Zur Anthese 1996 wurden die WSC Konzentrationen aller Haupthalmfraktionen (Fahnenblatt, Blatt_{grün} (ohne Fahne), Blatt_{gelb} (seneszente Blattfraktion), Halm und Ähre) untersucht (Tab. A-61 bis A-64).

Im Fahnenblatt wurden WSC-Konzentrationen zwischen 8,0 % (NF / O₃ / GB) und 15,4 % (NF / O₃ / TS) gefunden, Saccharose war dabei mit einem Anteil von durchschnittlich 60 % (54 – 64 %) Hauptfraktion der Gesamt-WSC (Tab. A-61). Bei ausreichender Bewässerung wirkten erhöhte CO₂ – Konzentrationen erhöhend auf die WSC-Konzentrationen, für beide Fruktanfraktionen war dieser Effekt signifikant. Erhöhte O₃ – Konzentrationen hatten bei signifikant geringeren Fructose-Konzentrationen (P = 0,004) keine signifikante Wirkung auf die Gesamt-WSC. Trockenstress bewirkte eine signifikante Konzentrationssteigerung der Fraktionen Saccharose, Glucose und Fructose, welche unter Normal-CO₂ ausgeprägter war als in der Kombination mit erhöhten CO₂ – Konzentrationen (signifikante Wechselwirkung der Faktoren CO₂ * H₂O auf Gesamt-WSC: P = 0,01).

Die grüne Blattfraktion (abzüglich der Fahnenblätter) wies mit WSC-Konzentrationen zwischen 7,7 % (O_3 / GB) und 12,7 % (NF / TS) geringfügig niedrigere Werte (im Mittel – 15,3 %) auf als die näher am Licht exponierte Fahnenblattfraktion (Tab. A-62). Hauptfraktion war Saccharose mit einem durchschnittlichen Anteil von 48,8 % an der Gesamt-WSC-Konzentration. Erhöhte CO_2 – Konzentrationen erhöhten signifikant die Fruktankonzentrationen – allerdings nicht die Gesamt-WSC – im Vergleich zu Normal- CO_2 , während erhöhte O_3 – Konzentrationen die Gesamt-WSC-Konzentration der Fraktion Blatt_{grün} im Vergleich zu Behandlungen ohne O_3 – Zudosierung tendenziell erniedrigten (signifikant für Fraktion Glucose). Die Mono- und Disaccharidkonzentrationen waren unter Trockenstress signifikant erhöht und resultierten in eine signifikante Steigerung der Gesamt-WSC-Konzentration im Vergleich zu ausreichend bewässerten Behandlungen.

Die Ergebnisse der WSC-Bestimmungen am seneszenten Blattmaterial (Fraktion Blatt_{gelb}) erfolgten an Trockenmaterial und wurden nachträglich durch Multiplikation mit dem Faktor 1,92 korrigiert (siehe Kap. 3.5.1 und Tab. A-62). Die Gesamt-WSC-Konzentrationen in seneszenten Blättern lagen mit 5,5 % bis 11,0 % Anteil an der Trockenmasse um durchschnittlich –31,5 % unter den Werten für das Fahnenblatt. Die höchsten WSC-Konzentrationen wurden, wie bei der Fraktion Blatt_{grün}, in der Behandlung NF/TS ermittelt.

Der Haupthalm wies WSC-Konzentrationen zwischen 23,1 % (NF / TS) und 34,1 % (+320 / O_3 / GB) auf, das entspricht Gesamt-WSC-Gehalten von 168 mg / Halm (O_3 / TS) bis 420 mg / Halm (+320 / O_3 / GB), (Tab. A-63, Abb. 3.23, Abb. 3.25a). Hauptkomponente bei allen untersuchten Behandlungen mit guter Wasserversorgung und in der Behandlung +320 / TS waren die Fruktane mit einem Anteil von durchschnittlich 57 % an der Trockenmasse. Erhöhte CO_2 – Konzentrationen bewirkten eine signifikante Steigerung der WSC-Konzentrationen unter Trockenstress (signifikante Wechselwirkung der Faktoren $CO_2 * H_2O$, P-Wert: 0,03), während bei ausreichender Bewässerung nur in der Zwischenstufe ”+160 / GB” und in der Kombination mit O_3 (”+320 / O_3 / GB) erhöhte WSC-Konzentrationen ermittelt wurden. Durch die höheren Halmgewichte war der positive CO_2 – Effekt auf die WSC-Gehalte pro Halm noch stärker signifikant. Die signifikante Wirkung erhöhter O_3 – Konzentrationen auf die Halm-WSC (speziell Saccharose) im Sinne einer Steigerung der WSC-Konzentrationen / Gehalte bei höheren O_3 – Konzentrationen beruht im Wesentlichen auf die Unterschiede bei der CO_2 / H_2O – Stufe +320 / GB. Unter Trockenstress und normalen CO_2 – Konzentrationen wurden im Vergleich zu gut bewässerten Varianten erhöhte Monosaccharidkonzentrationen gefunden, die Gesamt-WSC-Konzentrationen dagegen waren im Mittelwertsvergleich nicht unterscheidbar.

Im Ähren gewebe wurde zusätzlich zu den WSC-Fraktionen Fruktane, Saccharose, Glucose und Fructose die Stärkekonzentration untersucht, die Werte für die Fruktan DP > 20 - Fraktion wurden mittels sauer hydrolisierter Proben (siehe Kap. 2.6.3.2) entsprechend korrigiert. Die somit ermittelten Gesamt-WSC (TNC für total nonstructural carbohydrates) hatten einen Anteil von 21,8 % (O_3 / GB) bis 28,0 % (+320 / O_3 / GB) an der Trockenmasse, wobei die Fruktane mit durchschnittlich 39,3 % den Hauptanteil an den TNC darstellten. Erhöhte CO_2 – Konzentrationen wirkten steigernd auf die niederpolymeren Fruktane zu Lasten der Di- und Monosaccharide, so dass keine signifikante Änderung der TNC-Konzentrationen durch die CO_2 – Anreicherung stattfand. Die O_3 – Anreicherung führte zu signifikant niedrigeren Stärkekonzentrationen, hatte aber keine signifikante Wirkung auf die TNC. Trockenstress führte bei Normal- CO_2 zu höheren Anteilen der Mono- und Disaccharide sowie von Stärke zu Lasten der hochpolymeren Fruktane, diese Verschiebungen kompensierten sich aber, so dass sich die TNC-Konzentrationen beider Bewässerungsvarianten nicht statistisch nachweisbar unterschieden. Bei Kombination von

Trockenstress und erhöhter CO_2 – Konzentration (+320 / TS) traten die im Vorsatz genannten Verschiebungen nicht auf (signifikante Wechselwirkung der Faktoren CO_2 * H_2O bei den Fraktionen Saccharose, Glucose und Fructose).

Durch Verrechnung mit den Daten zur Biomasse und Bestandesdichte konnten für die Anthese 1996 die WSC-Gehalte der oberirdischen Pflanzenorgane Fahne, Blatt_{grün}, Blatt_{gelb}, Halm und Ähre ermittelt und die WSC-Gehalte pro Grundfläche berechnet werden (Tab. 3.11). Bei WSC - Gehalten von 127 g m^{-2} (NF / O_3 / TS) bis 257 g m^{-2} (+320 / O_3 / GB) in der Gesamt-OBM war der Halm zu diesem Wuchsstadium die größte Kohlenstoffsenke mit einem durchschnittlichen Anteil am WSC-Pool von 69 %. Der WSC-Anteil an der gesamten oberirdischen Biomasse betrug 20 – 28 %, im Trend hatten erhöhte CO_2 - Konzentrationen und Trockenstress im Vergleich zu den Kontrollbehandlungen eine Erhöhung des WSC-Anteils an der Gewebe-Trockenmasse zur Folge.

Unter der Annahme, dass das OBM / UBM – Verhältnis zur Anthese 1995 auch 1996 gilt (vergl. Tab. A-31), und dass die WSC-Konzentrationen in der UBM der Topfpflanzen (vergl. Tab. A-48) mit denen der Bestandespflanzen vergleichbar sind, ließ sich abschätzen, dass in der Wurzelbiomasse Gesamt-WSC-Gehalte von $3,8 \text{ g m}^{-2}$ (NF / GB) $5,5 \text{ g m}^{-2}$ (+320 / GB) vorzufinden sind.

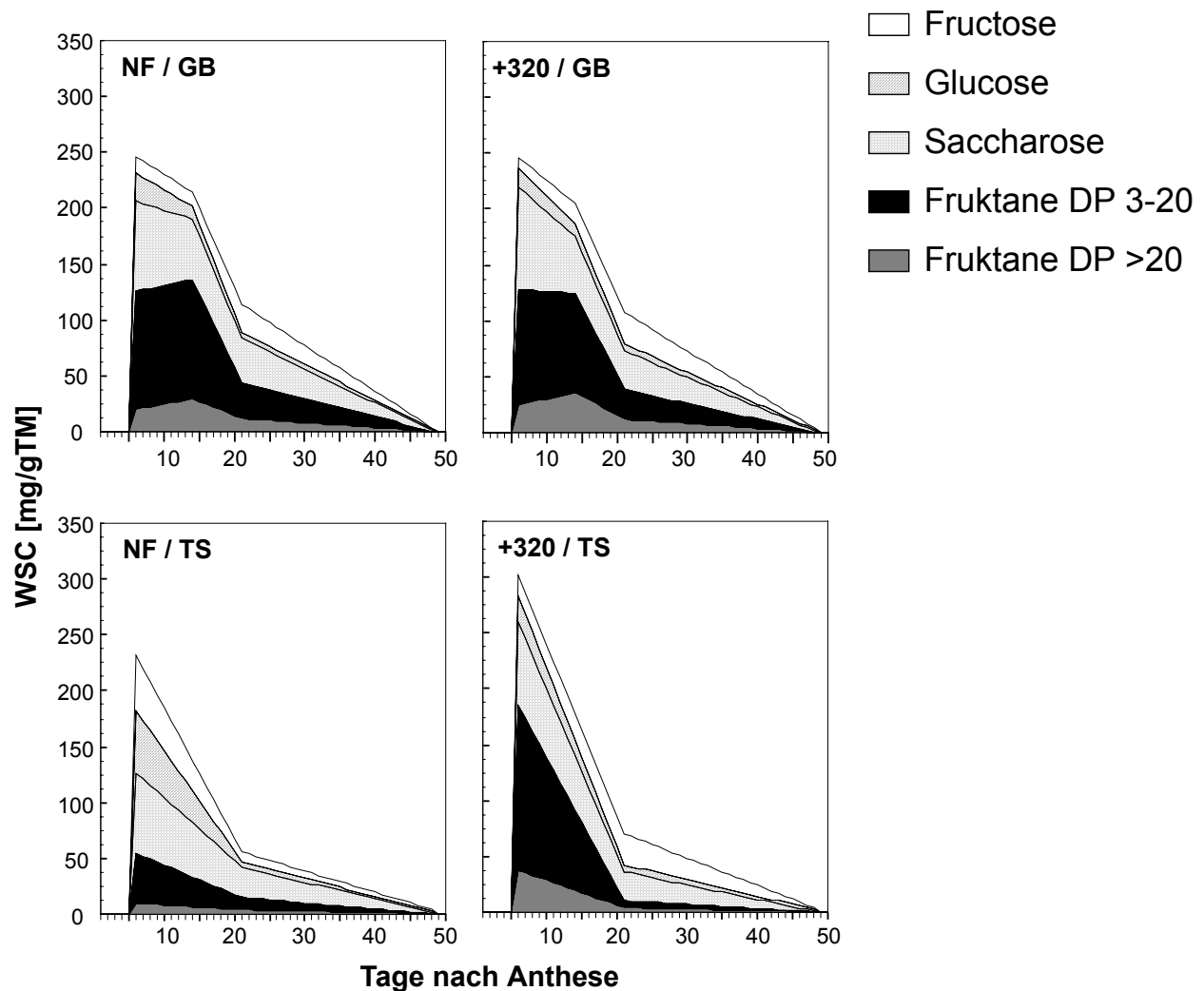
Tab. 3.11

WSC-Gehalte und Anteile an der Gesamt-OBM in oberirdischen Pflanzenorganen zur Anthese 1996. In Hauptthalmen durchgeführte Bestimmungen der WSC-Konzentrationen wurden in Bezug gesetzt zu den Biomasseanteilen aller Triebe. Die Pflanzen waren verschiedenen CO_2 – Konzentrationen (NF: Kontrolle, +160: +160 ppm CO_2 , +320: +320 ppm CO_2), O_3 – Konzentrationen (NF: Kontrolle, O_3 : O_3 – Zudosierung) und Bewässerungsbedingungen (GB: ausreichende Bewässerung, TS: Trockenstress ab dem 1-Knoten-Stadium) ausgesetzt. Blatt_{grün}: grüne Blattmasse abzüglich Fahnenblatt. OBM: oberirdische Biomasse als Trockenmasse.

CO_2	O_3	H_2O	Fahne	Blatt _{grün}	Blatt _{gelb}	Halm	Ähre	Gesamt-OBM	Gesamt-OBM	
Gesamt-WSC [g m^{-2}] bei 350 Pflanzen m^{-2}									[g m^{-2}]	[WSC-%]
NF	NF	GB	3,1	5,2	3,5	103,7	35,2	150,7	714,7	21,1
NF	O_3	GB	2,4	4,7	4,8	101,1	28,2	141,1	697,5	20,2
160	NF	GB	4,0	6,4	4,3	162,6	45,6	222,9	837,0	26,6
+320	NF	GB	2,6	5,3	6,7	121,8	49,3	185,6	835,8	22,2
+320	O_3	GB	2,7	7,0	4,7	195,1	47,6	257,2	933,9	27,5
NF	NF	TS	5,0	5,3	8,8	81,5	38,1	138,7	645,8	21,5
NF	O_3	TS	3,7	4,3	5,1	82,2	31,9	127,2	560,6	22,7
+320	NF	TS	4,1	7,8	3,2	149,4	43,3	207,9	820,3	25,3
Mittel aller										
Behandlungen			3,5	5,7	5,1	124,7	39,9	178,9	755,7	23,4

Abb. 3.23**WSC-Konzentrationen im Halmgewebe während der Kornfüllung im Jahr 1996.**

Dargestellt sind die WSC-Fractionen bei zwei CO₂-Konzentrationen (NF und +320 ppm) sowie normaler (GB) und eingeschränkter Wasserversorgung (TS). Die Probenahmen erfolgten 6, 14 (nur bei GB), 21 und 48 Tage nach der Anthese.

**3.4.3.5 Beitrag der Halmreserven an der Kornfüllung**

Bei Hochrechnung der zur Blüte gefundenen WSC-Gehalte auf das endgültige Korngewicht nach der Methode von GAUNT UND WRIGHT (1992) finden sich diese WSC im Versuchsjahr 1995 zur Ernte zu 6,9% (NF, Trockenstress) bis 27,2 % (+320 ppm CO₂, gut bewässert) im Korngewicht wieder (Tab. 3.12). Im Versuchsjahr 1996 rangierte der Beitrag dieser WSC am Korngewicht zur Ernte von 19,9% (+320 ppm CO₂, gut bewässert) bis 29,6 % (+320 ppm CO₂, Trockenstress) (Tab. 3.13). Unter erhöhten CO₂-Konzentrationen konnte in beiden Versuchsjahren eine höhere Gebrauchsrate der Halmreserven an der Kornfüllung festgestellt werden, während Trockenstress diesen Beitrag 1995 insbesondere bei normalen CO₂-Bedingungen erniedrigte und 1996 im Mittel aller Behandlungen tendenziell erhöhte. Ein eindeutiger Effekt der O₃-Konzentrationen auf diesen Parameter konnte in beiden Versuchsjahren nicht ermittelt werden.

Tab. 3.12

Berechnung des Beitrags der Halmreserven an der Kornfüllung 1995. Einfluss erhöhter CO₂ Konzentrationen (normal: NF, um +320 ppm CO₂ erhöht: ”+320”), erhöhter O₃ – Konzentrationen (normal: NF, angereichert: O₃) und der Wasserversorgung (gut bewässert: GB, Trockenstress: TS) auf die WSC-Gehalte im Halm zur Anthese (WS 65, hochgerechnet von Bestimmungen im Haupthalm auf die gesamte Halmmasse), auf den Kornertrag zur Endernte (WS 92) und den Anteil der Halmreserven an der Kornfüllung im Jahr 1995.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 65 WSC [g m ⁻²]	WS 92 Korngew. [g m ⁻²]	WS 92 Beitrag Halm ¹⁾ [%]
NF	NF	GB	108	546	19,8
NF	O ₃	GB	108	476	22,7
+320	NF	GB	140	515	27,2
+320	O ₃	GB	158	609	25,9
NF	NF	TS	32	459	6,9
+320	NF	TS	104	606	17,1

¹⁾ Methode nach GAUNT UND WRIGHT (1992)

Tab. 3.13

Berechnung des Beitrags der Halmreserven an der Kornfüllung 1996. Einfluss erhöhter CO₂ Konzentrationen (normal: NF, um +160/ +320 ppm CO₂ erhöht: ”+160” bzw. ”+320”), erhöhter O₃ – Konzentrationen (normal: NF, angereichert: O₃) und der Wasserversorgung (gut bewässert: GB, Trockenstress: TS) auf die Gehalte an wasserlöslichen Kohlenhydraten (WSC) im Halm zur Anthese (WS 65, hochgerechnet von Bestimmungen im Haupthalm auf die gesamte Halmmasse), auf den Kornertrag zur Endernte (WS 92) und den Anteil der Halmreserven an der Kornfüllung im Jahr 1996.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 65 WSC [g m ⁻²]	WS 92 Korngew. [g m ⁻²]	WS 92 Beitrag Halm ¹⁾ [%]
NF	NF	GB	107	497	21,5
NF	O ₃	GB	102	497	20,4
160	NF	GB	163	623	26,1
+320	NF	GB	122	613	19,9
+320	O ₃	GB	195	718	27,2
NF	NF	TS	82	399	20,4
NF	O ₃	TS	83	361	23,0
+320	NF	TS	149	504	29,6

¹⁾ Methode nach GAUNT UND WRIGHT (1992)

3.4.4 WSC-Konzentrationen nach Quellen/Senken Manipulationen

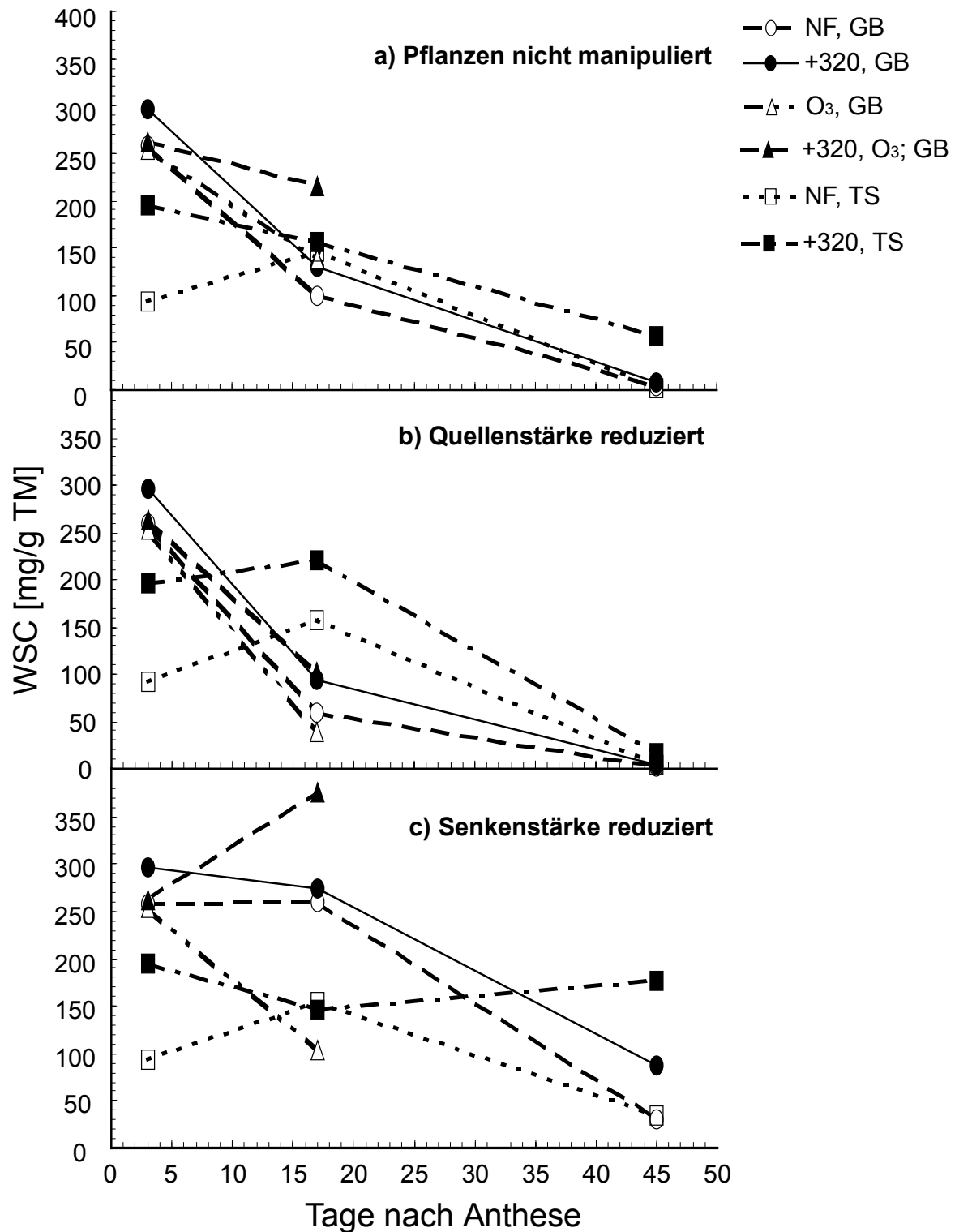
Im Ontogenieverlauf konnte in beiden Versuchsjahren ein kontinuierlicher Abfall der Halm-WSC in der Kontrollvariante von der Anthese zur Kornreife diagnostiziert werden, quellenreduzierte Halme verbrauchten in beiden CO₂ – Varianten die Halm-WSC schneller, während bei senkenmanipulierten Halmen die WSC-Konzentrationen im Halm über die ersten beiden Wochen noch weiter zunahmen (Abb. 3.24 und Abb. 3.25). Unter Trockenstress wurden die Halmreserven schneller mobilisiert, insbesondere bei niedrigen CO₂ – Konzentrationen.

3.4.4.1 Versuchsjahr 1995

Während der Kornfüllung nahmen die WSC-Konzentrationen bei den Kontrollbehandlungen kontinuierlich ab, während die Halm-WSC bei reduzierter Quellenstärke schneller und bei reduzierter Senkenstärke langsamer mobilisiert wurden (Abb. 3.24, Tab. A-58). Bei Nichtberücksichtigung der Variante NF / O₃ (wegen der unrealistisch niedrigen WSC-Konzentration in der Behandlung NF / O₃ / SM) wurden im Mittel aller Behandlungen der gut bewässerten Varianten zur Milchreife bei reduzierter Quellenstärke –43 % weniger WSC und bei verminderter Ährchenzahl +104 % mehr WSC in der Trockenmasse des Halms gefunden. Die Senkenmanipulation führte zur Milchreife zur allerhöchsten WSC-Akkumulation der hier präsentierten Bestimmungen mit einem Anteil von 37,5 % an der Trockenmasse in der Behandlung ”+320 / O₃ / GB / SM”. Bei eingeschränkter Wasserversorgung konnten zur Milchreife keine eindeutigen Effekte der Quellen / Senken-Manipulationen ermittelt werden. Zur Kornreife wurden bei guter Wasserversorgung mit Anteilen < 1% der Trockenmasse bei quellenmanipulierten Pflanzen geringere WSC-Konzentrationen als in den unmanipulierten Kontrollen gefunden, bei reduzierter Senkenstärke dagegen betrugen die WSC Konzentrationen 3,1 % (NF / GB) und 8,8 % (+320 / GB). Auch unter Trockenstress waren Reste der WSC-Akkumulation bei limitierter Senkenstärke im Halmgewebe vorhanden, bei Kombination von erhöhter CO₂ – Konzentration und Senkenmanipulation war diese Akkumulation am stärksten ausgeprägt (+320 / TS / SM: 17,6 % gegenüber NF / TS / SM: 3,5 % WSC in der TM).

Abb. 3.24

WSC-Konzentrationen im Halm während der Kornfüllung 1995. Untersuchungen an Haupthalmen (mit Blattscheiden) zur Anthese (n = 6), Milchreife (n = 2) und Endernte (n = 2) im Jahr 1995. Die Halme wurden unterschiedlichen CO₂-, O₃- und Bewässerungsbedingungen unterworfen und nach Abschluss der Anthese in ihrer Senkenstärke reduziert (b), in ihrer Quellenstärke reduziert (c) oder nicht manipuliert (Kontrolle, a). NF: Normal-CO₂, +320: +320 ppm CO₂, O₃: O₃ – Zudosierung, GB: gut bewässert, TS: Trockenstress ab 1-Knoten-Stadium.



3.4.1.2 Versuchsjahr 1996

Einen Überblick über die Halm-WSC-Konzentrationen im Versuchsjahr 1996 bietet Abb. 3.25. Zur ersten Zwischenernte eine Woche nach der Manipulation (Milchreife) konnte schon ein signifikanter Effekt der Quellenmanipulation (-19,5 % geringere Gesamt-WSC bei signifikant erhöhten Fructose-Konzentrationen im Mittel beider CO₂ - Behandlungen) und Senkenmanipulation (+ 14,6 % höhere Gesamt-WSC im Mittel beider CO₂ – Behandlungen) auf die WSC-Konzentrationen im Haupthalm ermittelt werden (nur gut bewässerte Varianten analysiert, Tab. A-66). Eine signifikante Wechselwirkung der Behandlung SM mit dem CO₂ – Angebot auf die Gesamt-WSC beruhte im Wesentlichen auf einer überproportionalen Erhöhung der Fruktan DP>20 Fraktion durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen in der SM-Variante gegenüber der unmanipulierten Kontrolle.

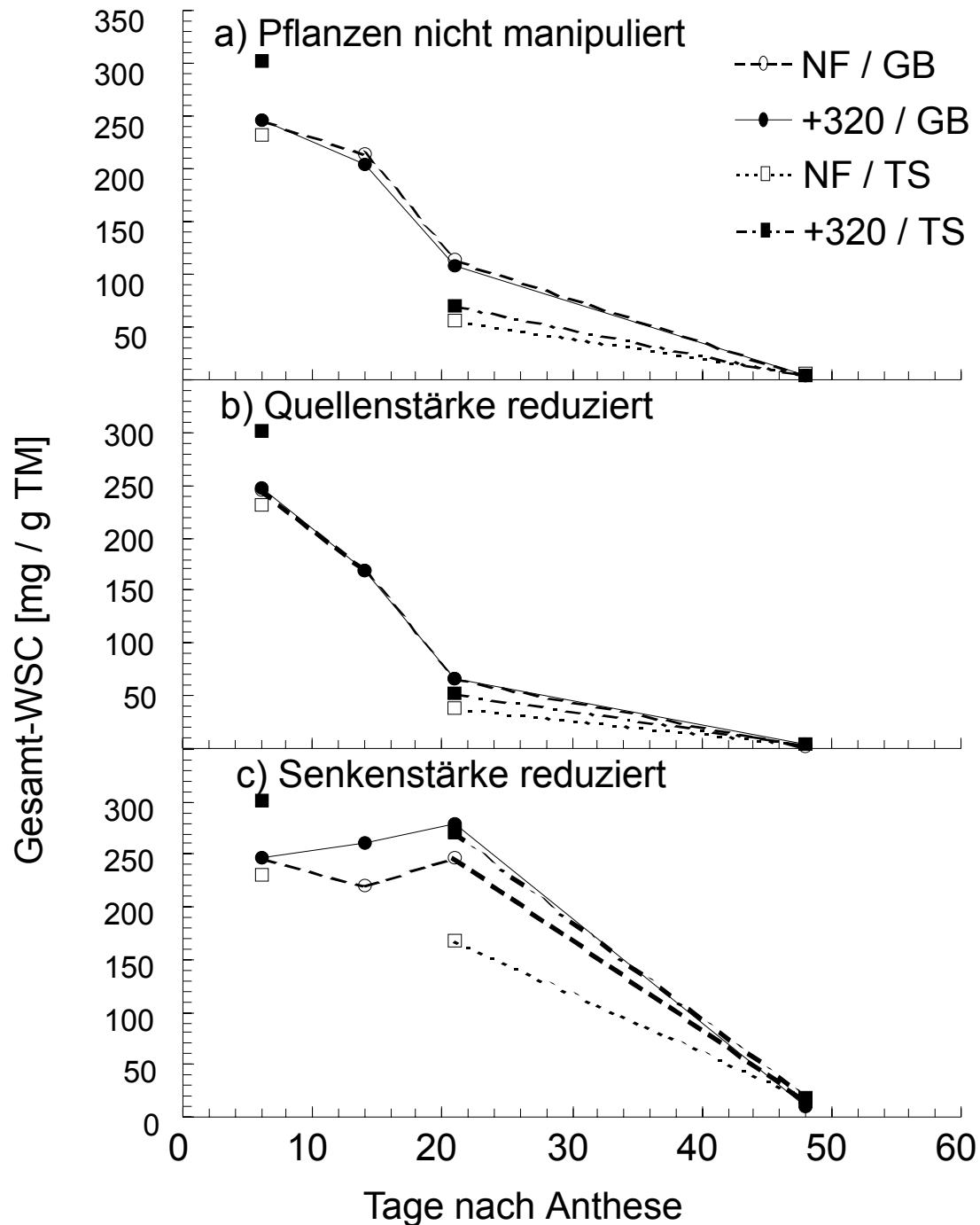
14 Tage nach der Manipulation, also zu Beginn der Teigreife, war der Effekt der Quellenmanipulation (-36 % geringere Gesamt-WSC-Konzentrationen) und der Senkenmanipulation (+177 % höhere Gesamt-WSC-Konzentrationen) auf die Halmreserven stärker ausgeprägt als in der Vorwoche (Vergleiche im Mittel beider CO₂ – und WSC-Konzentrationen Bewässerungsvarianten, vergl. Tab. A-67). Diese Effekte waren für alle WSC-Fractionen signifikant und besonders ausgeprägt bei den Fruktanfraktionen der SM-Varianten. Bei Kombination von erhöhten CO₂ – Konzentrationen und Senkenmanipulation wurden die höchsten WSC-Akkumulationen ermittelt (+320 / GB / SM: 27,9 % WSC-Anteil an der Trockenmasse), dadurch ergab sich eine signifikante Wechselwirkung der Faktoren SM und CO₂ bei der Fruktan-Fraktion DP>20. Die Fructosekonzentration wurde durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen signifikant gesteigert. Trockenstress bewirkte im Mittel aller Behandlungen eine Verringerung der zur Teigreife aktuellen WSC-Konzentration um -25 %, dieser Effekt war allerdings wegen der geringen Probenzahl nicht signifikant.

Zur Endernte waren die WSC-Konzentrationen im Gesamthalm unmanipulierter und quellenmanipulierter Halme mit jeweils 4,2 mg Gesamt-WSC g⁻¹ TM im Mittel aller CO₂ – und Bewässerungsvarianten auf dem gleichen Level (Tab. A-71). Senkenmanipulierte Halme dagegen wiesen mit durchschnittlich 20,2 mg WSC g⁻¹ TM deutlich höhere WSC-Konzentrationen im Halm auf, diese erhöhten Werte waren für alle WSC-Fractionen signifikant (Tab. A-70). Die Gesamt-WSC waren im Wesentlichen aus Saccharose und Monosacchariden zusammengesetzt, Fruktane dagegen waren nur in Spuren nachweisbar. Während erhöhte CO₂ – Konzentrationen zur Endernte keine einheitliche Wirkung auf die Halm-WSC hatten wurde unter Trockenstress ein Trend zu erhöhten WSC-Konzentrationen – signifikant für die niederpolymerisierten Fruktane – beobachtet. Die WSC-Konzentrationen zur Kornreife waren im Peduncle um 81 % höher als im Resthalm und damit bei einem durchschnittlichen Anteil von 41% an der gesamten Halmmasse um 37 % über den Wert für den Gesamthalm, die Behandlungen hatten keine nachweisbaren Verschiebungen dieser Verhältnisse zur Folge.

Um eine Übersicht über den Zusammenhang von Halmbiomasse und WSC-Gehalt zu bekommen, wurde in Tab. 3.14 eine Gegenüberstellung der WSC-Gehalte mit den Halmgewichten durchgeführt. In den meisten Behandlungen ist der Verlust an Halmbiomasse nach der Anthese mit der Verringerung der WSC-Gehalte zwischen Teigreife und Endernte korreliert. Unter Trockenstress ist dieser Zusammenhang weniger deutlich, auffällig ist dabei die Zunahme an Halmbiomasse in der Behandlung +320 / TS /KM bei gleichzeitigem Verlust an wasserlöslichen Kohlenhydraten.

Abb. 3.25

WSC-Konzentrationen im Halm während der Kornfüllung 1996. Untersuchungen an Haupthalmen (mit Blattscheiden) zur Anthese (n = 6), Milchreife (n = 6, nur GB-Varianten), Teigreife (n = 6) und Endernte (n = 4). Die Halme wurden unterschiedlichen CO₂- und Bewässerungsbedingungen unterworfen und nach Abschluss der Anthese, in ihrer Quellenstärke reduziert (b), in ihrer Senkenstärke reduziert (c) oder nicht manipuliert (Kontrolle, a). NF: Normal-CO₂, +320: +320 ppm CO₂, GB: gut bewässert, TS: Trockenstress



	Anthese	Milchreife	Teigreife	Endernte
CO ₂	**	ns	ns	ns
H ₂ O	ns	-	ns	ns
SM	-	*	***	***
QM	-	*	**	ns

Tab. 3.14

Trockengewichte und WSC-Gehalte von Weizenhalmen. Untersuchungen an Haupthalmen (mit Blattscheiden) zur Teigreife (GS80; n = 6) und Endernte (GS 92; n = 4) 1996. Die Halme wurden unterschiedlichen CO₂- und Bewässerungsbedingungen unterworfen und nach Abschluss der Anthese, in ihrer Quellenstärke reduziert (QM), in ihrer Senkenstärke reduziert (SM) oder nicht manipuliert (KM). Die Bilanz ($\Delta TM - \Delta WSC$) errechnet sich aus den Differenzen der Halmbiomassen und der WSC-Gehalte zwischen den beiden Ernten. NF: Normal-CO₂, +320: +320 ppm CO₂, GB: gut bewässert, TS: Trockenstress, TM = Trockenmasse.

Behandlung	mg TM / Halm			mg WSC / Halm			Bilanz ($\Delta TM - \Delta WSC$)
	GS 80	GS 92	Δ	GS 80	GS 92	Δ	
NF/GB/KM	913	802	-110	114	3,6	-110	0
NF/GB/QM	867	759	-108	85	3,8	-81	-27
NF/GB/SM	1049	793	-256	242	16,6	-226	-30
+320/GB/KM	956	838	-118	127	3,8	-123	5
+320/GB/QM	908	874	-34	69	4,0	-66	31
+320/GB/SM	1218	886	-332	285	23,9	-261	-71
NF/TS/KM	846	765	-81	56	3,0	-53	-28
NF/TS/QM	852	697	-156	38	3,5	-35	-121
NF/TS/SM	927	791	-136	168	15,2	-152	17
+320/TS/KM	968	997	+29	71	4,1	-67	95
+320/TS/QM	942	841	-101	53	3,8	-49	-52
+320/TS/SM	1390	963	-427	272	13,2	-259	-168

3.5 Methodik der Kohlenhydratanalytik

3.5.1 Extraktionsverfahren

Extraktionsmittel und Extraktionseffizienz

Ein Vergleich von Erst-Extraktionen in H₂O bei 100 °C, 25 % Ethanol bei 80 °C und 90 % Ethanol bei 60 °C ergab keine signifikanten Unterschiede in der Extraktionseffizienz für die Fraktionen Fruktane, Saccharose, Glucose und Fructose. Die Verwendung von Filterpapier hatte keinen Einfluss auf die Zusammensetzung und Menge der WSC-Fractionen. Eine Mehrfachextraktion des Probenmaterials war notwendig. Bei der Verwendung von H₂O als Extraktionsmittel wurde in einer exemplarischen Untersuchung erst nach dem 4. Waschschrift keine weitere Zunahme der Extraktionseffizienz festgestellt.

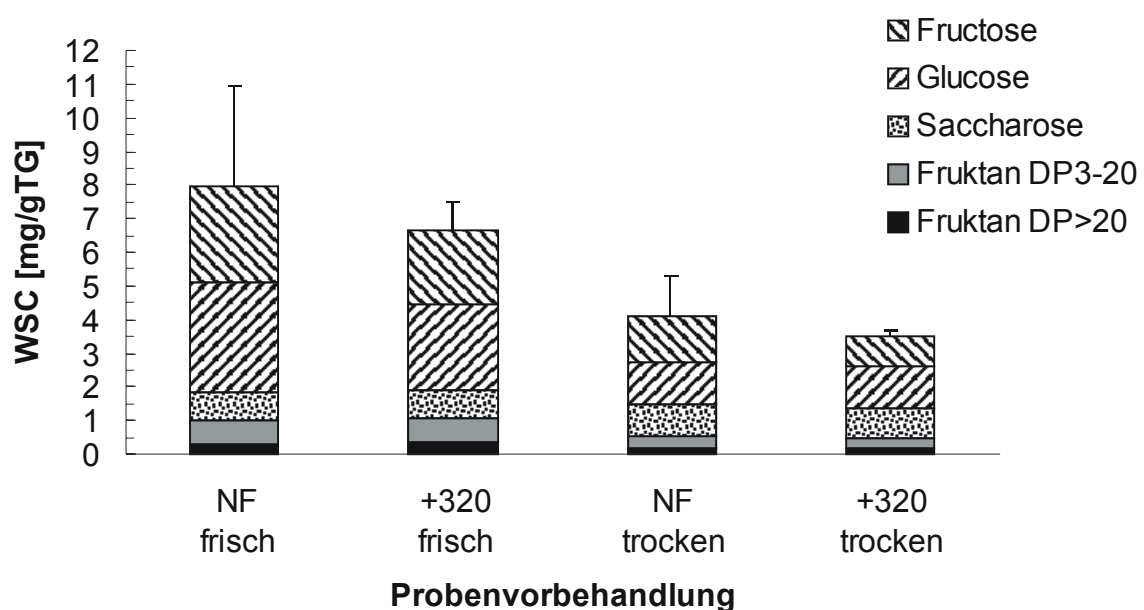
Extraktionen aus Trockenmaterial

Da aus organisatorischen und technischen Gründen nicht alle für WSC-Konzentrations-Untersuchungen vorgesehenen Proben frisch (also schock gefroren) zur Verfügung standen, mussten auch getrocknete Pflanzenproben aufgearbeitet werden. Um den Wert entsprechender Untersuchungen einschätzen zu können, wurden exemplarisch Frisch- und Trockengewichtsproben des gleichen Ursprungs aufgearbeitet und an der HPLC vermessen. Ergebnis dieser Analysen war, dass getrocknetes Halmmaterial um –47 % geringere Gesamt-WSC-Konzentrationen aufwies, als frisch verarbeitetes Material. Auch qualitativ war das Material nicht gleichwertig. So konnte eine Zunahme von Disacchariden (Saccharose: +46 %) zu Lasten von Monosacchariden und Fruktanen bei Trockenmaterial im Vergleich zu Frischmaterial festgestellt werden. Eine Wechselwirkung der Lagerungsbedingungen mit den Behandlungen (zwei verschiedene CO₂ – Konzentrationen) war dagegen nicht auszumachen (siehe Abb. 3.26).

Abb. 3.26

Einfluss des Aufarbeitungsverfahrens auf WSC-Konzentrationen zur Konreife (WS 92):

Extraktionen von Halmen aus Frisch- und Trockenmaterial zweier CO₂ – Behandlungen (N = 6). Der Fehlerindikator-Balken gibt die Standardabweichung der Gesamt-WSC an.



Probenlagerung

Nicht-aufgearbeitetes, in N₂ schock gefrorenes frisches Pflanzenmaterial konnte ca. 8 Monate bei -25°C gelagert werden, bei -60 °C ca. 12 Monate ohne signifikante Qualitätsänderungen. Bei Überschreiten dieser Lagerzeiten wurde eine teilweise Hydrolyse der Fruktan- und Saccharosefraktionen festgestellt. Im Vergleich mit kürzer gelagerten Proben wiesen diese Proben erhöhte Gehalte der Hydrolyseprodukte Glucose und Fructose auf, die Gesamt-WSC-Menge blieb dabei unverändert. Bereits gemörstertes Material ist noch wesentlich empfindlicher gegenüber Hydrolyseaktivitäten. So wies in einer exemplarischen Untersuchung gemörstertes Blattmaterial nach viermonatiger Lagerung bei -20 °C um -59 % geringere Fruktanmengen und um -97 % geringere Saccharosegehalte zugunsten höherer Fructose und Glucosemengen auf. Aufgearbeitete Proben wurden grundsätzlich innerhalb von 3 Monaten an der HPLC vermessen, innerhalb dieses Zeitraums wurden keine Anomalien festgestellt.

3.5.2 HPLC-Analytik

Die im Methodenteil dieser Arbeit (Kap. 2.6) vorgestellte Methodik wurde nach den allgemeinen Grundsätzen für die Validierung einer Methodik (siehe MEYER, 1992; S. 225f) überprüft. Die genannten Parameter sind in den folgenden Abschnitten aufgeführt:

- **Selektivität der Säule**

Die Trennung der Fraktionen Fruktane, Glucose, Sorbose und Fructose verlief bei Abwesenheit von Stärke, also in Probenmaterial von Blättern und Halmen, problemlos. Bei höheren Saccharosekonzentrationen ($> 0,10 \mu\text{g/ml}$) in der Probelösung kam es bei der Anwesenheit von Maltose zu einer Schulterbildung im Peakverlauf von Saccharose. Da der Saccharoseanteil ein Vielfaches der Maltosefraktion betrug, und dieses Phänomen nur in stärkehaltigen Proben (Ährenmaterial) eine Rolle spielte, wurde auf eine getrennte Erfassung der Disaccharidfraktionen Saccharose und Maltose verzichtet und diese Fraktion mit Saccharose angesprochen. Stärke und Stärkeabbauprodukte (Dextrane) eluierten gleichzeitig mit den Fruktanen, ihr Anteil war jedoch nur bei Ährenmaterial nachweisbar und betrug maximal ca. 20% (vergl. Abb. 2.4).

- **Linearität**

Die Eichkurven ließen sich für alle bestimmten WSC-Komponenten mit hoher Signifikanz als Geraden darstellen (P_{\min} bei linearer Regression: 0,9995) und verlaufen annähernd durch den Nullpunkt (siehe Kap. 2.6.2; Tab. 2.13).

- **Präzision**

Analysen konnten innerhalb einer Messreihe bei einer relativ kleinen Abweichung (Variationskoeffizienten $< 10 \%$) wiederholt durchgeführt werden (Parameter **Wiederholbarkeit**). Die routinemäßig direkt hintereinander durchgeführten zwei HPLC-Läufe pro Probe unterschieden sich im Mittel um $<4 \%$ im Gesamt-WSC-Gehalt. In exemplarisch durchgeführten zeitlich unterschiedenen Bestimmungen des gleichen Extraktes wurden für die gemessenen WSC-Gehalte Abweichungen von max. 8 % gefunden. Eine Vergleich mit anderen Labors und Geräten wurde allerdings nicht durchgeführt (Parameter **Reproduzierbarkeit**).

- **Richtigkeit**

Eine vergleichende Analyse zwischen wahren und gefundenen WSC-Werten konnte aufgrund der unbekannten WSC-Gehalte für das Probenmaterial nicht durchgeführt

werden. Regelmäßig auf die HPLC gegebene Standardlösungen bekannter Konzentration stimmten mit den im Rahmen der Kalibrierung der HPLC-Analytik gefundenen Werte von Eichlösungen überein.

- **Empfindlichkeit**

Die untere Grenze für quantitative Bestimmung der WSC-Komponenten liegt jeweils bei 0,03 µg / ml Probenlösung. Das entspricht bei Halmmaterial einer Nachweisgrenze von 90 µg WSC - Komponente / 500 mg eingewogenes FG oder z.B. 1 µmol Glucose / g FG. Die qualitative Nachweisgrenze spielte bei den beabsichtigten Analysen keine Rolle, sie liegt ca. um den Faktor 10 unter der quantitativen Nachweisgrenze (0,003 µg WSC - Komponente / ml Probenlösung). Die hier ermittelten Nachweisgrenzen liegen deutlich unter der Herstellerangabe für den verwendeten Detektor. Die Fa. ERC (Alteglöfshaus) gibt für das verwendete Gerät (ERC-7515A) eine "Detector sensitivity" von 0,05 µg Saccharose / ml H₂O an. Die Obergrenze für die quantitative Bestimmung wurde nicht exakt ermittelt. Sie liegt deutlich > 30 µg WSC - Komponente / ml Probenlösung, zumal entsprechend konzentrierte Standardlösungen für Saccharose, Glucose und Fructose im linearen Bereich der für geringere Konzentrationen aufgestellten Eichreihe waren. Hochpolymeres *Cichorium intybus*-Inulin ließ sich allerdings im Elutionsmittel H₂O nicht über 2,5 µg /ml in Lösung bringen, weshalb aufgrund des Mangels an einem besser geeigneten Fruktanstandard keine absicherbare Aussage über höhere Konzentrationsbereiche für diese Komponente gemacht werden kann.

- **Robustheit**

Die Unempfindlichkeit der Methode gegenüber äußeren Einflüssen wurde durch den Einsatz von L (-) Sorbose als internem Standard entscheidend erhöht. Ein interner Standard soll eine reine, definierte Verbindung mit ähnlichen Eigenschaften in Bezug auf Probenvorbereitung, chromatographischer Trennung und Detektion wie die Probe sein, sowie ähnliche physikalische und chemische Eigenschaften besitzen (MEYER, 1992). Diese Vorgaben konnten vollständig erfüllt werden. Probleme mit dem Entgasen vom Laufmittel, der Durchflussrate und der Druckstabilität wurden durch Einbau eines Puffergefäßes zwischen Entgaser und HPLC-Pumpe beseitigt. Bei Auftreten einer Drift am Detektor konnte die dadurch verschobene Basislinie per Hand neu festgelegt und das Phänomen selber durch Spülen der Mess- und Referenzzelle am Detektor beseitigt werden. Bei Einhalten von Sicherheitsratschlägen zur Schonung der Säule (maximale Flussrate von 0,7 ml /min, kein Heizen ohne Eluentendurchfluss, regelmäßiges Wechseln der Vorsäule) erwies sich die Charakteristik der eingesetzten Säule HPX-87P über mehr als 3500 Läufe hinweg als stabil.

4 Diskussion

Ziel der Arbeit war es, die Auswirkungen erhöhter CO₂ – Konzentrationen und der damit verbundenen Erhöhung der Quellenstärke auf *Triticum aestivum* L. cv. Minaret auf der Basis von Wachstumsanalysen, Ertragsanalysen und dem Kohlenhydrat-Metabolismus in Wechselwirkung mit erhöhten O₃ – Belastungen und Trockenstress zu untersuchen. Zu diesem Zweck sollte eine geeignete Methodik zur Analytik der WSC erarbeitet und optimiert werden.

Diese Diskussion beinhaltet im ersten Teil (Kap. 4.1) zunächst eine Analyse der generellen Effekte der Behandlungsfaktoren CO₂, O₃ und Wasserversorgung auf das Wachstum (Kap. 4.1.1) und den Ertrag (Kap. 4.1.2). Anschließend wird die Wirkung der Quellen-Senken Manipulationen bei den verschiedenen äußeren Faktoren beleuchtet (Kap. 4.1.3) und ein Fazit der auf dieser allgemeinen Integrationsstufe gewonnenen Erkenntnisse gezogen (Kap. 4.1.4).

Im zweiten Teil widmet sich die Diskussion dem Kohlenhydratmetabolismus (Kap. 4.2) . Nach einer Einschätzung der erarbeiteten WSC-Analytik (Kap. 4.2.1) wird die diurnale und ontogenetische Rhythmik der wasserlöslichen Kohlenhydrate behandelt (Kap. 4.2.2). Anschließend werden die Wirkungen der Behandlungsfaktoren CO₂ (Kap. 4.2.3), sowie O₃ und Trockenstress (Kap. 4.2.4) auf die WSC – Dynamik analysiert. Die Auswertung der Wirkungen der Quellen-Senken-Manipulationen auf die WSC (Kap. 4.2.5) leitet über in ein Fazit der Kohlenhydratuntersuchungen (Kap. 4.2.6).

Zum Abschluss der Diskussion (Kap. 4.3) wird die Reaktion von Weizen im Hinblick auf die erwarteten globalen Klimaveränderungen mit Schwerpunkt des CO₂ – Anstiegs analysiert. Dazu werden die in den vorangegangenen Diskussionskapiteln gewonnenen Erkenntnisse in einen Gesamtzusammenhang gebracht und daraus Hypothesen abgeleitet (Kap. 4.3.1 – 4.3.3). Die Übertragbarkeit der präsentierten Versuchsergebnisse wird dabei gesondert bewertet (Kap. 4.3.4).

4.1 Wirkung von CO₂ auf die Pflanzenentwicklung und Wechselwirkung mit O₃ / Trockenstress

Die Pflanzenentwicklung in den drei Versuchsjahren 1994 – 96 war schon wegen der unterschiedlichen Randbedingungen verschieden. So bildeten getopfte Pflanzen (Versuchsjahr 1994) bei Umrechnung auf Flächeneinheiten weitaus mehr Biomasse als die in den Folgejahren verwendeten Minibestände. Auch die nicht beeinflussbaren Klimagrößen Temperatur und Strahlung variierten stark in den Versuchsjahren und führten zu saisonalen Unterschieden der Temperatursummen während der Blattbildung.

Der Einfluss der Temperatur auf die Pflanzenentwicklung ist zumeist mit der Sonneneinstrahlung gekoppelt und konnte bei den hier beschrieben naturnahen Versuchen nicht herausgefiltert werden. BATTIS *et al.*, (1997) und BATTIS *et al.*, (1998b) fanden in Folientunnel-Experimenten mit Temperaturgradienten bei Winterweizen Ertragseinbußen bei saisonalen Temperaturerhöhungen von 1,7 bzw. 2,6 °C. Die Temperaturerhöhung wirkt über eine beschleunigte Blattalterung unter Verlust der Photosynthesekapazität verkürzend auf die Wachstumsperioden. Der bei Temperaturerhöhung beschleunigten Seneszenz steht eine Beschleunigung der physiologischen Vorgänge entgegen. Die geringe WSC-Akkumulation unter erhöhten Temperaturbedingungen im Versuchsteil unter simulierten Klimabedingungen wurde deshalb als schnellerer Assimilattransport interpretiert. Mit dem Temperatursummen-Konzept konnte bei der Modellierung von Temperaturgradient - Experimenten mit Winterweizen eine Verringerung der Lebensdauer um 21 Tage (= 8%) pro

°C berechnet werden. Die Kornfüllungsphase ist dabei um 2 Tage (= 5%) pro °C Temperaturerhöhung beteiligt (nach LAWLOR UND MITCHELL, 2000). Die Versuchsjahre 1995 und 1996 waren durch unterschiedliche Temperaturmittel während der einzelnen Wachstumsphasen gekennzeichnet. Das Temperaturmittel während der vegetativen Wachstumsphasen war 1995 um 1,3 – 2,3 °C niedriger als 1996. Von der Anthese bis zur Ernte wurden jedoch 1995 im Vergleich zu 1996 um +2,8 °C höhere Temperaturmittel dokumentiert. Eine Aussage, ob die Ertragssteigerung um 5,5 % (1996 gegenüber 1995) mit dem saisonalen Temperaturverlauf korreliert war, konnte nicht getroffen werden. Die Berücksichtigung weiterer Datensätze im Rahmen des ESPACE-wheat-Projektes führte nach statistischer Auswertung zu der Aussage, dass Temperatur und Strahlung wichtige Kovariablen bei der Ertragsbildung sind (vergl. BENDER *et al.*, 1999).

4.1.1 Wachstum

Ein eindeutiger Einfluss der Behandlungen auf den Ontogenieverlauf konnte erst in der generativen Phase der Pflanzenentwicklung zweifelsfrei nachgewiesen werden. So wurden in drei Versuchsjahren bei einer Auflösung der Bestimmungsintervalle von 3-4 Tagen weder die Phyllochronintervalle am Hauptstamm noch der Anthesezeitpunkt durch die CO₂ -, O₃- oder Trockenstress- Behandlung verändert. Im Vergleich zur unbehandelten Kontrolle beschleunigten CO₂ , O₃ und Trockenstress ab der Anthese die Kornreifung.

LAWLOR UND MITCHELL (2000) resümieren in ihrem Review, dass zu jedem Wachstumsabschnitt eine beschleunigte Pflanzenentwicklung durch CO₂ stattfindet. Dieser Effekt ist meist indirekter Natur und wird z.B. über eine Temperaturerhöhung durch die Verringerung der Stomataöffnung herbeigeführt. Eine Unterscheidung zwischen der direkten Wirkung von CO₂ (CO₂ *per se*) und indirekten CO₂ - Wirkungen wird von den Autoren als äußerst schwierig eingeschätzt.

Halmlänge, Blatterscheinungsrate, Phyllochron und Blattzahl

Die Steigerung der Halmlänge durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen war in allen Versuchsjahren eindeutig und steht im Einklang mit anderen Untersuchungen zur Sorte Minaret (vergl. BENDER, *et al.*, 1999) und andern Weizensorten. Die Halmlänge hat neben der Halmdicke und des spezifischen Halmgewichts eine wichtige Wirkung auf die Standfestigkeit des Halms (ZUBER *et al.*, 1999). Eine verstärkte Anfälligkeit gegenüber der Lagerung von Getreide durch erhöhte atmosphärische CO₂ – Konzentrationen sollte demnach bei der Züchtung und Kultivierung (Düngung, Einsatz von Wachstumsregulatoren) berücksichtigt werden.

Der Entwicklungsverlauf während der Blattbildung am Hauptstamm – also der vegetativen Wachstumsphase - wurde im vorliegenden Versuch anhand der Bildung von Phyllochronintervallen in Bezug zur akkumulierten Temperatur gesetzt. MULLHOLLAND *et al.*, (siehe HERTSTEIN *et al.*, 1997) berichten, dass das Phyllochron bei Minaret von den klimatischen Bedingungen eines Jahres abhängig ist. So wurden bei verschiedenen Aussaatterminen Werte zwischen 63,8 °C d und 90,9 °C d ermittelt. Diese Ergebnisse und die starke Korrelation zwischen Blatterscheinungsrate und Temperatursumme werden von den hier präsentierten Resultaten (Phyllochronintervalle: 69 bis 95 °C d) bestätigt. Blatterscheinungsrate und endgültige Blattzahl (sieben bis acht Blätter) waren weder bei MULLHOLLAND *et al.*, (siehe HERTSTEIN *et al.*, 1997), noch im vorliegenden Experiment von CO₂ und mäßigen O₃ – Konzentrationen abhängig. Anscheinend ist bei Minaret die Blattzahl auf acht Blätter genetisch determiniert und wird nur bei extremen Stressbedingungen (Trockenheit, sehr hohe O₃ – Belastung) nicht erreicht. In der Gesamtanalyse aller Phyllochronuntersuchungen im Rahmen des ESPACE-wheat Projektes

wurde bei einer durchschnittlichen Blattzahl von 7,7 / pro Halm ebenfalls keine CO₂ – Wirkung auf diesen Parameter, die phenologische Entwicklung insgesamt und die Blatterscheinungsrate festgestellt (vergl. EWERT UND PLEIJEL, 1999).

Blattflächen , Blattseneszenz und Chlorophyllgehalte

Im vorliegenden Versuch wirkte sich im Mittel die CO₂ – Erhöhung in allen Versuchsjahren insbesondere in frühen Wachstumsstadien positiv auf die Blattflächenbildung (als LAI) aus. KIMBALL *et al.* (1995) fanden im FACE-Experiment bei 550 ppm CO₂ gegenüber 370 ppm CO₂ ebenfalls in frühen Wachstumsphasen die größten Steigerungen der Blattfläche (bis zu +15 %). Die erhöhten Blattflächen hatten unmittelbaren Einfluss auf die Quellenstärke. So konnte BURKART (1998) auf Bestandesebene (GB: +33 %, TS: +110 %) und Einzelblattebene (Fahnenblatt, GB: +27 %) eine Steigerung der CO₂ – Assimilationsraten bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen (+320 ppm gegenüber NF) zur Anthese nachweisen. Die erhöhte Bestandesphotosyntheserate ist dabei eng mit der erhöhten photosynthetisch aktiven Blattfläche (LAI_{grün}) korreliert. So schien – bis auf die Vorgänge im Fahnenblatt – eher die Blattfläche als die erhöhte Photosynthesekapazität für die verstärkte Assimilation verantwortlich zu sein.

Neben der Bildung ist auch die Aufrechterhaltung der photosynthetisch aktiven Blattfläche entscheidend für die Quellenstärke der Weizenpflanze (PELTONEN-SAINIO *et al.*, (1997). Da die Blattseneszenz und der Chlorophyllverlust unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen leicht beschleunigt war, ist davon auszugehen, dass der positive Effekt der größeren Blattflächen unter Hoch-CO₂ auf die Quellenstärke z.T. kompensiert wurde. Eine Auswertung der Chlorophyllgehalte während der Kornfüllung an mehreren Standorten des ESPACE-wheat Projektes erbrachte die Bestätigung, dass es unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen zu einem schnelleren Chlorophyllabbau kommt (OMMEN *et al.*, 1999). Auch GARCIA *et al.* (1998) fanden im FACE-Experiment unter erhöhten CO₂ – Bedingungen während der Kornfüllung eine beschleunigte Blattalterung und damit verknüpft einen schnelleren Verlust der Photosynthesekapazität. SICHER UND BUNCE (1998) sehen es nach ihren Auswertungen von Seneszenzindikatoren in Fahnenblättern als bewiesen an, dass unter erhöhten CO₂ – Bedingungen eine verfrühte Seneszenz und damit auch ein Verlust der Photosynthesekapazität stattfindet.

Erhöhte O₃ – Konzentrationen hatten in allen Jahren z.T. drastische Beschleunigungen der Blattseneszenz zur Folge. Neben den Anzuchtbedingungen und dem Entwicklungsstadium der Weizenpflanzen war die Ausprägung der Blattschäden von der O₃ – Dosis abhängig. Grundsätzlich waren die O₃ – Schäden bei getopften Pflanzen stärker ausgeprägt als bei den simulierten Beständen. Die hohen O₃ - Zudosierungen im Bestandesversuch von 1996 verursachten schon im Schossen-Stadium reduzierte Blattflächen und erhöhte Blattschäden. Im Jahr 1995 dagegen hatte die relativ geringe O₃ – Zudosierung eine positive Wirkung auf die Blattflächenentwicklung. Obwohl die Blattflächen während der Kornfüllung gegenüber Kontrollpflanzen insgesamt stärker geschädigt waren, wies das Fahnenblatt bei Pflanzen unter erhöhter O₃ – Belastung keine Chlorophyllverluste auf. MULHOLLAND *et al.* (1997) fanden im Gegensatz zu den Blättern 1-7 in Fahnenblättern (Blatt 8) von Minaret unter erhöhten O₃-Konzentrationen ebenfalls keine verfrühte Seneszenz und kamen zu dem Schluß, dass das Fahnenblatt der Sorte Minaret weniger empfindlich gegenüber O₃ – Stress ist, als die älteren Blätter. Offensichtlich investiert die Pflanze beim Fahnenblatt wegen der Bedeutung für die Kornfüllung zu Ungunsten der Restpflanze mehr in die Schutzmechanismen gegenüber O₃ – Stress als bei den älteren Blättern. Im Vergleich mehrerer Standorte des ESPACE-wheat Versuchs wurde das Fazit gezogen, dass der Chlorophyllabbau während der Kornfüllung von Minaret von der applizierten O₃-Dosis abhängt (vergl. OMMEN *et al.*, 1999). Bei anderen

Weizensorten wird auch bei Fahnenblättern eine beschleunigte Blattseneszenz bzw. einen beschleunigten Chlorophyllabbau unter erhöhten O_3 – Konzentrationen berichtet (MEYER *et al.*, 2000, GELANG *et al.*, 2000).

Die eingeschränkte Verfügbarkeit von Wasser führte zu verringerten Blattflächen und einer beschleunigten Blattseneszenz, gleichzeitig erhöhte CO_2 – Konzentrationen wirkten diesem Effekt entgegen. Auch KIMBALL *et al.* (1995) konstatierten im FACE-Experiment bei eingeschränkter Wasserversorgung eine schnellere Blattseneszenz, die durch erhöhte CO_2 – Konzentrationen abgemildert wurde. Im Gegensatz zu diesen Trends waren bei eingeschränkter Wasserversorgung die Chlorophyllgehalte des Fahnenblattes unter O_3 – Stress gegenüber den Kontrollpflanzen erhöht. In beiden Fällen kann von einer verringerten stomatären Leitfähigkeit ausgegangen werden. Während die CO_2 – Anreicherung wegen der verringerten stomatären Leitfähigkeit den physiologischen Status der Pflanzen bei Trockenstress offensichtlich verbesserte, hatte der verminderte Gaswechsel unter Trockenstress vermutlich geringere aufgenommene O_3 - Dosen zur Folge.

Bestockung, Halm- und Ährenzahlen, Kornfüllung

Die Bestockung wurde eindeutig durch erhöhte CO_2 – Konzentrationen gefördert. Auch nach der Resorptionsphase blieben bei erhöhter CO_2 – Zufuhr mehr ährentragende Halme bestehen. Daraus resultierten – bei saisonalen Schwankungen – erhöhte Ährenzahlen pro Flächeneinheit. Diese Beobachtungen können mit der erhöhten Quellenstärke in Verbindung gebracht werden. Die verbesserte Assimilatversorgung ermöglichte die Ausbildung von mehr Halmen, andererseits mussten weniger Halme resorbiert werden, um die Versorgung der ährentragenden Halme sicherzustellen. Je mehr Halme allerdings nach Abschluss der Ährenbildung am Haupthalm vorhanden sind, desto schlechter ist deren Überlebensrate, und das ist unabhängig von der CO_2 - Konzentration (BATTS *et al.*, 1998a). Die verstärkte Bestockung unter erhöhten CO_2 – Konzentrationen wurde auch bei anderen Weizensorten und Versuchsanordnungen dokumentiert, z.B. von MCMASTER *et al.* (1999) im Klimakammerversuch und BATTS *et al.*, (1998a) bei zwei Weizensorten im Folientunnelexperiment.

Nach einer durch eine kombinierte Dünge- und Pestizidbehandlung induzierten Stressphase kam es 1996 während des Schossens zu einer ersten „Einschmelzphase“ und anschließend zu einer Nachbestockung. Von dieser profitierte besonders die O_3 – Behandlung. Durch den Verlust an grüner Blattfläche wurde offensichtlich das weitere Ausbilden von Nebentrieben gefördert. Sommerweizen scheint in frühen Wuchsstadien gegenüber O_3 empfindlicher zu sein und kann dem oxidativen Stress über verstärkte Abwehrmechanismen während der Schossenphase besser entgegentreten (MULHOLLAND *et al.*, 1997). Die O_3 – Wirkung auf die Halmzahlen war abhängig von der Anzuchtmethode: getopfte Pflanzen konnten unter erhöhten O_3 – Konzentrationen weniger Triebe ausbilden und Ähren zur Reife bringen als in der Kontrolle ohne O_3 - Anreicherung.

Trockenstress hingegen führte zu einer geringen Überlebensrate der Nebentriebe, viele Pflanzen unter Trockenstress konnten nur am Haupthalm eine Ähre zur Reife bringen. Die eingeschränkte Wasserversorgung führte damit zur offensichtlichsten Umverteilung der Assimilate im Vergleich zu den anderen Behandlungen.

4.1.2 Biomasse und Ertrag

Wirkung von CO₂

Die Bildung von Biomasse bis hin zur Ährenfüllung ist nicht getrennt von den Wachstumsparametern abzuhandeln. So ist z.B. über die gebildeten Blattflächen ein Feed-Forward-Effekt (vergl. EVANS UND WARDLAW (1996) auf die weitere Biomassebildung bzw. Pflanzenentwicklung gegeben. Deswegen enthält dieses Kapitel zur besseren Verständlichkeit einige Wiederholungen aus dem vorangegangenen Kapitel.

Ein feed-forward Effekt der durch CO₂ – Anreicherung erhöhten Quellenstärke auf die Senkenbildung konnte in der vegetativen Wachstumsphase durch die Anlage von mehr Blattfläche und Biomasse eindeutig nachgewiesen werden. Der durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen induzierte Biomassezuwachs (+21 %; Vergleich +320/GB zu NF/GB, 1994: nur IS, 1995: beide O₃ – Varianten) lag zur Ernte in Übereinstimmung mit anderen Arbeitsgruppen (siehe BENDER *et al.*, 1998) in einer ähnlichen Größenordnung wie der Ertragszuwachs (+23 %). Dabei kam es nur im Jahr 1996 zu einem leicht verbesserten HI bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen, also einem günstigeren Verhältnis von gebildeter Biomasse und Kornertrag. Die absoluten Ertragszuwächse bei der Gegenüberstellung von NF und +320ppm CO₂ waren in Braunschweig im Vergleich zum Mittel aller Espace-Wheat-Standorte mit +23 % gegenüber +35 % unterdurchschnittlich. Bei anderen Auswertungen von Ertragszuwächsen waren saisonale Einflüsse und Standorteigenschaften stets Ursache einer hohen Variabilität (vergl. LAWLOR UND MITCHELL, 2000).

Oberirdische und unterirdische Biomassen wurden durch die CO₂ – Anreicherung gleichermaßen gesteigert, in Übereinstimmung mit der Literaturlauswertung von ROGERS *et al.* (1996) es zu keiner Veränderung des Spross / Wurzel Verhältnisses bei der CO₂ – Verdopplung. Auf Halmebene erfolgte der Biomassezuwachs im Wesentlichen durch die längere Halmlänge, an dessen Steigerung der Peduncle überproportional beteiligt war.

Während und nach der Blüte, also im generativen Stadium der Ontogenie, führte die erhöhte Assimilatverfügbarkeit zu einer besseren Überlebensrate von Kornanlagen (Primordien), einer beschleunigten Kornfüllung und einer besseren Ausschöpfung der maximalen Auffüllung im Korn. Eine vermehrte Anlage von Endospermzellen im Karyopsengewebe bei durch CO₂ erhöhter Quellenstärke scheint unwahrscheinlich, da senkenmanipulierte Halme beider CO₂ – Varianten (NF und +320) vergleichbare TKG zur Ernte aufwiesen.

Wirkung von O₃

Hohe O₃ – Konzentrationen waren in dieser Arbeit geeignet, um akute Blattschäden bei Weizen hervorzurufen. Ob Blattschädigungen tatsächlich zu Ertragseinbußen führen, ist von zahlreichen Randbedingungen (Sorte, Wasserversorgung, Nährstoffversorgung, Zeitpunkt maximaler O₃ – Belastung im Ontogenieverlauf usw.) abhängig. So fanden FERNANDEZ-BAYON *et al.* (1993) bei Melonen zwar O₃ – induzierte Blattschäden, jedoch keine Ertragsminderung durch erhöhte O₃ – Konzentrationen.

Die Auswirkungen erhöhter O₃ – Konzentrationen auf die Bildung von Biomasse und Ertrag war auch in den vorliegenden Versuchen von weiteren Faktoren abhängig. So waren im Bestandesversuch 1995 die Auswirkungen mäßig erhöhter O₃ – Dosen auf die Biomasse bis zur Anthese signifikant positiv, während bei hohen O₃ – Dosen (1996) und in den Topfversuchen tendenziell geringere Biomassen als in der undosierten Kontrolle ermittelt wurden.

Der signifikant höhere Anteil der Wurzelbiomasse an der Gesamtbiomasse unter O_3 – Belastung zum 1-Knoten Stadium im Topfversuch wurde zur Anthese in drei Versuchsjahren nicht mehr gefunden. Falls es sich nicht um ein Artefakt handelt, ist dieser Befund als Bestätigung der Feststellung von GREGORY *et al.*, (1997) über den fördernden Einfluss von Stressfaktoren auf die C-Verlagerung ins Wurzelgewebe zu werten. BARNES *et al.*, (1995) hingegen fanden bei lang andauernder hoher O_3 – Belastung bei Sommerweizen ein verringertes Wurzel / Spross Verhältnis.

Die Ertragsbildung war in den Topfversuchen durch O_3 negativ beeinflusst, der wesentliche Minderungsfaktor stellte dabei das verringerte TKG dar, während die Halmzahlen in den Topfversuchen konstant blieben. In den Bestandesversuchen bildeten O_3 – belastete Pflanzen ebenfalls geringere TKG aus, eine erhöhte Anzahl von zur Reife gelangter Ähren kompensierte jedoch diesen Effekt, so dass der Flächenertrag sich bei normalen CO_2 – Konzentrationen nicht unterschied. Auch FANGMEIER *et al.* (1996) (im Versuchsjahr 1994) und MULHOLLAND *et al.*, (1997) (im Versuchsjahr 1995) fanden im Rahmen der ESPACE-Wheat Versuche einen derartigen Kompensationseffekt. Verallgemeinert lässt sich damit im Einklang mit COOLEY UND MANNING (1987)} sagen, dass bei O_3 – Stress Verluste in einer Ertragskomponente durch Zugewinne in anderen Ertragskomponenten gemindert werden.

Bei höheren O_3 – Dosierungen wurden jedoch starke Ertragseinbußen von Sommerweizen dokumentiert (BARNES *et al.*, 1995; MULHOLLAND *et al.*, 1997 (im Versuchsjahr 1996). Die Modellvorstellungen von PLEIJEL *et al.*, (1995) besagen, dass durch Ozoneinfluß vermutlich die Anzahl der angelegten Endospermzellen verringert wird. Das dadurch verringerte TKG führt dann trotz ähnlicher Biomassen wie in der Kontrolle bei erhöhten Proteinkonzentrationen im Korn zu geringeren Weizenerträgen.

Wirkung von Trockenstress

Der nach dem Ende der ersten Bestockungsphase erzeugte kumulativ wirkende Trockenstress zeigte die stärksten Effekte aller eingesetzten Versuchsvarianten im Sinne einer stark negativen Wirkung auf die Entwicklung von Biomasse und Ertrag. Die verschlechterte Überlebensrate von Nebentrieben bzw. die Unfähigkeit zur Entwicklung einer Nachbestockung war entscheidend für die verringerten Erträge unter Trockenstress. Die Kornfüllung war beschleunigt, es kam zu einer Art "Notreife" bei geringeren TKG. Wegen des induzierten Wachstumsvorsprungs waren die TKG trockengestresster Pflanzen erst zur Ernte erniedrigt. Die Photosynthesekapazität (hier als mit dem Chlorophyllgehalt korreliert angenommen) des Fahnenblattes trockengestresster Pflanzen war bis kurz nach der Anthese noch erhalten. Offensichtlich konnte die Weizenpflanze ihren zellphysiologischen Status aufrecht erhalten. Dies erfolgt u.a. durch Erhöhung des osmotischen Potentials im Wurzelgewebe zur Erschließung weiterer Wasserreserven im Bodensubstrat (DAIE, 1996). Eine eingehende Analyse der Adaptation an Trockenstress wurde im Rahmen der durchgeführten Experimente im Jahr 1994 von HÖKE (1995) vorgenommen. Die verstärkte Anreicherung des Zellsaftes mit der Aminosäure Prolin bei trockengestresstem Pflanzenmaterial wies dabei auf eine funktionierende Anpassungsstrategie des Untersuchungsobjektes hin.

4.1.3 Quellen-Senken-Manipulationen

Die Entfernung von Teilen der Ähren führte zu einem eindeutigen Anstieg des individuellen Korngewichts. Die bessere Ausnutzung der angelegten Senken wird durch das erhöhte Verhältnis zwischen Quellen- und Senkenstärke verursacht und wurde schon in älteren

Arbeiten demonstriert (vergl. STOY, 1965; SIMMONS *et al.*, 1982 oder MA *et al.*, 1996). Eine verbesserte Kornfüllungsrate, wie nach der Reduktion der Ähre bei SNYDER *et al.* (1993), konnte bei den durchgeführten Experimenten nur im Jahr 1995 bei den Behandlungen ohne O₃ - oder Trockenstress beobachtet werden. Im Folgejahr (1996) fand dagegen bei ausreichender Bewässerung eine zeitlich verzögerte Auffüllung der Körner nach der Ährenmanipulation statt. Auf eine längere Phase der Kornfüllung weist auch die verzögerte Blattseneszenz hin. Das schlagartig veränderte Quellen – Senken – Gleichgewicht nach dem Entfernen eines Teils der Ähre hatte zur Folge, dass weniger Stickstoff aus dem Photosyntheseapparat für die Kornfüllung mobilisiert werden musste und dieser deshalb länger erhalten blieb. Ob im Versuchsjahr 1996 die Behandlung selber aufgrund von kleinen mechanischen Beschädigungen einen negativen Effekt auf die Auffüllrate hatte, ist spekulativ.

Während der Kornfüllung deuten die deutlich geringeren TKG schattierter Pflanzen im Gegensatz zu unmanipulierten Halmen auf eine verringerte Kornfüllungsrate wie bei SIMMONS *et al.* (1982) und MA *et al.*, (1996) hin. Zur Ernte 1995 konnten dagegen mit einem um –6,8 % geringeren TKG die individuellen Korngewichte nach Schattierung auf 42 % PAR im Gegensatz zu KÜHBAUCH UND THOME (1989) (dort Einschränkung der PAR auf 40%), SIMMONS *et al.* (1982) (dort Entfernung der obersten vier Blätter) sowie der Quellenmanipulation im Versuchsjahr 1996 (Entfernung der beiden obersten Blätter) im Vergleich zur unmanipulierten Kontrolle annähernd gehalten werden. Es ist offensichtlich, dass die Methodik der Quellenreduktion und die Weizensorte entscheidende Faktoren für das finale Korngewicht sind. So fanden WANG *et al.* (1998) gegenüber unbehandelten Kontrollen bei einer geringen Reduktion der Blattfläche (–25%) keine nachweisbaren Auswirkungen auf das finale TKG, eine Reduktion der Blattfläche um –50% hatte dagegen signifikant verringerte Korngewichte zur Folge. Auch STOY (1965) fand mit zunehmender Entblätterung bei drei Weizensorten stärkere Reduktionen des TKG. Gleichzeitig fanden WANG *et al.* (1998) eine erhöhte Photosyntheserate in den verbliebenen Blattflächen quellenmanipulierter Winterweizenpflanzen. JUDEL UND MENGEL (1982) interpretieren in diesem Zusammenhang einen „nur“ 20%igen Ertragsverlust nach Schattierung so, dass die Senkenstärke und nicht die Quellenstärke ertragsbestimmend ist, lassen aber den „Feed-Forward-Effekt“ der Quellenstärke außer Acht.

Da das absolute Halmwachstum in beiden Jahren zwischen Manipulation und Ernte < 10% der Gesamtlänge betrug, wurden die Halmlängen erwartungsgemäß nicht signifikant durch die Quellen- / Senken-Manipulationen beeinflusst. Andererseits bestätigt die Konstanz dieses Parameters die Repräsentanz der Pflanzenauswahl für die Manipulationen. Die wesentlich von den WSC-Konzentrationen beeinflussten Halmgewichte hingegen wurden, wie bei KÜHBAUCH UND THOME (1989), zumindest tendenziell durch die Senkenmanipulation erhöht und durch die Quellenmanipulation erniedrigt.

Die geringeren TKG senkenmanipulierter Ähren im Versuchsjahr 1996 bei Trockenstress könnten ein Hinweis auf eine verringerte Anlage von Endospermzellen sein. Dieser Effekt wurde auch nicht durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen aufgehoben.

4.1.4 Fazit

Der Einfluss erhöhter CO₂ – Konzentrationen auf die Pflanzenentwicklung im Sinne einer verstärkten Biomasse- und Ertragsbildung wird durch die vorliegenden Versuche belegt.

So führte die höhere Source-Kapazität unter erhöhten CO_2 – Konzentrationen zur verstärkten Bildung und Ausnutzung von Senken. Schon während der ersten Bestockungsphase wurden mehr Halme angelegt, von denen bei erhöhten CO_2 – Konzentrationen auch mehr ährentragend wurden. Je nach den klimatischen Verhältnissen im Versuchsjahr und den übrigen Randbedingungen war die Bildung und Nutzung der Senken unterschiedlich. Während in den Versuchsjahren 1994 und 1995 bei erhöhten CO_2 – Konzentrationen mehr Ähren angelegt wurden, erfolgte 1996 eine bessere Ausnutzung der potentiellen Senkenkapazität der Karyopsen, so wurde ein höheres TKG ermittelt. Zum Verständnis der Wirkung erhöhter CO_2 – Wirkungen auf die Pflanzenentwicklung erschien es sinnvoll, die Quellen- und Senkenstärke der Versuchspflanze zu manipulieren. Eine Kombination von Quellen-Senken-Manipulationen an Weizen mit Versuchen unter erhöhten CO_2 – Konzentrationen wurde nach Wissen des Autors bislang noch nicht gemacht bzw. noch nicht veröffentlicht. Die Quellenmanipulation ist durch die Verringerung der Assimilatversorgung vergleichbar mit der Situation einer verringerten atmosphärischen CO_2 – Konzentration. Eine Verringerung der Ährengröße simuliert dagegen das durch eine CO_2 - Anreicherung erhöhte Quellen-Senken-Verhältnis. Beide Manipulationsarten berücksichtigen allerdings nur unzureichend die als Feed-Forward-Effekt bezeichnete Anpassung der Senkenstärke an ein erhöhtes Assimilatangebot.

Tatsächlich gelang es, mit Hilfe der Quellen – Senken-Manipulationen Näheres über die Senkenkapazität der Karyopsen zu erfahren. In Kombination mit erhöhten CO_2 – Konzentrationen führte die Senkenmanipulation zu keiner Steigerung der individuellen Korngewichte. Dies lässt den Schluss nahe, dass es keinen Feed-Forward-Effekt durch CO_2 auf die Anzahl der Endospermzellen im wachsenden Korn gab. Die Senkenstärke des individuellen Korns ist anscheinend schon zur Anthese – also dem Zeitpunkt der Manipulationen - determiniert und kann ja nach äußeren Bedingungen ausgeschöpft werden. Wenn diese Annahmen richtig ist, ist die Ausschöpfung der Senke Karyopse ein Hinweis auf unzureichende Senkenstärken. Die Auswertungen zur Senkenausnutzung belegen für das Versuchsjahr 1996 eine mangelnde Ausnutzung der Senke Karyopse bei +320ppm CO_2 . In diesem Jahr scheint daher keine Senkenlimitierung bei erhöhten CO_2 – Konzentrationen und ausreichender Bewässerung vorgelegen zu haben. Die Versuchsergebnisse für 1995 sprechen allerdings gegen eine Verallgemeinerung dieser Aussage. In diesem Versuchsjahr wurden in Bezug auf die Karyopse bei allen drei CO_2 –Stufen (+80ppm, +160ppm und +320 ppm) Senkenausnutzungen zwischen 97 und 102 % ermittelt. Die im Vergleich zu den anderen Versuchsjahren geringsten CO_2 -bedingten Ertragssteigerungen im Jahr 1995 können demnach zumindest teilweise mit einer zu geringen Senkenstärke erklärt werden.

4.2 Metabolismus löslicher Kohlenhydrate (WSC) unter erhöhten atmosphärischen CO_2 –Konzentrationen

Die Wirkung erhöhter CO_2 – Konzentrationen auf die Pflanze hat unmittelbare Auswirkungen auf den Kohlenhydratstoffwechsel. Über die gesteigerte Photosynthesekapazität stehen mehr Assimilate, also mehr Kohlenhydrate, der Pflanze zur Verfügung. Die vorliegende Untersuchung beschäftigt sich deshalb mit den kurz- und langfristigen Auswirkungen der CO_2 – Anreicherung auf Weizen unter besonderer Berücksichtigung der Fruktane.

4.2.1 Entwicklung und Optimierung der WSC-Analytik

Extraktionsverfahren

Im vorliegenden Versuch wies Frischmaterial im Vergleich zu bei 80°C getrocknetem Halmmaterial um 47 % höhere WSC-Konzentrationen auf, unabhängig von der CO₂ - Behandlung (siehe Abb. 3.26). KEREPESE *et al.* (1996) ermittelten geringere WSC-Konzentrationen in getrockneten Weizenfraktionen im Vergleich zu Analysen von Frischmaterial. In Übereinstimmung mit den hier präsentierten Ergebnissen konnten KEREPESE *et al.* (1996) einen Rückgang insbesondere der Monosaccharid- und Fruktanfraktionen durch Trocknung bei 105 °C / 70 °C feststellen, während die Saccharosekonzentration von getrocknetem und frischen Pflanzenmaterial vergleichbar war. Vergleiche und Kalkulationen mit Proben verschiedener Lagerungsqualität können deshalb nur eingeschränkt oder bei bekannten Minderungsfaktoren durchgeführt werden. So wurden zur Ermittlung des WSC-Gehaltes in seneszenten Blättern zur Anthese 1996 die am Trockenmaterial bestimmten Konzentrationen mit dem am Halmmaterial ermittelten Faktor 1,40 multipliziert. Physiologisch lässt sich der Verlust an nachweisbaren Kohlenhydraten durch komplexe Glykosylierungen erklären. Neben der Tätigkeit von z.T. hitzestabilen Enzymen spielt bei Anwesenheit von Proteinen die temperaturabhängige Reaktion der reaktiven Carbonylgruppen von Zuckern mit den Aminogruppen nach dem Maillard Mechanismus eine Rolle (LEE UND LEE, 1995).

Nicht-adäquate Lagerungsbedingungen und längere Lagerungszeiten haben negative Effekte auf das Probenmaterial in Hinblick auf biochemische oder metabolische Untersuchungen und sorgen für Artefakte bei der Bestimmung von WSC-Gehalten (HENDRIX UND PEELN, 1987). Um dem Hydrolyseeffekt bei zu langen Probenlagerung Rechnung zu tragen, wurden bei offensichtlichem Auftreten von Hydrolyseerscheinungen nur Gesamt-WSC-Konzentrationen in die Auswertungen einbezogen. Da die Proben einer Ernte weitgehend zeitgleich aufgearbeitet werden konnten, wurde davon ausgegangen, dass Behandlungseffekte (also z. B. verschiedene CO₂ – Konzentrationen) nicht durch Lagerungseffekte verfälscht wurden.

Die Verwendung von Ethanol als Lösungsmittel im ersten Extraktionsschritt zur Extraktion von WSC und speziell von Fruktanen wird von zahlreichen Autoren angewandt (WAGNER *et al.*, 1983; BORLAND UND FARRAR, 1985; POLLOCK UND CHATTERTON, 1988; OLDENBURG UND LAWS, 1993). Andere Autoren verzichten auf dieses Lösungsmittel und verweisen auf die evtl. zu niedrigen Temperaturen bei der Erstextraktion und der damit verbundenen Gefahr von Enzymaktivitäten (THOME UND KÜHBAUCH, 1985; KEREPESE *et al.*, 1996; WILLENBRINK *et al.*, 1998). Bei der Methodenentwicklung des hier präsentierten Verfahrens konnte ebenfalls kein Vorteil einer Ethanolextraktion gefunden werden, die vorgestellte Methodik ist demnach "zeitgemäß".

Die im präsentierten Versuch verwendete Anzahl von Extraktionsschritten ist mit vier Schritten im Einklang mit der von KEREPESE *et al.* (1996) verwendeten Methode und um einen Schritt höher als bei BANCAL UND TRIBOI (1993) oder WILLENBRINK *et al.*, (1998).

HPLC-Analytik

Die zur Bestimmung der WSC-Konzentrationen verwendete HPLC-Analytik entspricht den allgemeinen Grundsätzen für die Validierung einer Methodik (siehe Kap. 3.5.2). Mittlerweile wird der verwendete Säulentyp HPX-87P auch von anderen Arbeitsgruppen zur WSC-Bestimmung in Weizenmaterial verwendet (vergl. BURD *et al.*, 1996).

Die absoluten Konzentrationen der WSC-Fractionen in Weizenfraktionen sind im Einklang mit vergleichbaren Untersuchungen an Weizen. So wurden in Blättern (PENSON UND CAIRNS, 1994), Halmabschnitten (KÜHBAUCH UND THOME, 1989) und Ähren bzw. Karyopsen (HO *et al.*, 1984) vergleichbare Konzentrationen ermittelt. BONNETT UND INCOLL (1992) erhielten mit wässrigen Extrakten von Wintergerste-Halmen und vergleichbarem Säulentyp (HPX-42C, Bio-RAD) ähnliche Chromatogramme und interpretierten die nicht detailliert zugeordneten Peakflächen im niedrigen Retentionsbereich ebenfalls als Fruktanfraktionen.

Deshalb kann davon ausgegangen werden, dass die angewandte Methodik geeignet ist, um Konzentrations- und Gehaltsbestimmungen an diesem Pflanzenmaterial durchzuführen und dass die dargestellten Versuchsergebnisse auf solider Basis stehen. Der Einsatz einer verbesserten Analysesoftware zur Steigerung der Arbeitseffizienz ist allerdings dringend anzuraten.

4.2.2 Rhythmik der WSC im Tages- und Ontogenieverlauf

Die Untersuchungen zum Tagesverlauf der WSC-Konzentrationen bestätigten die unterschiedlichen physiologischen Verhältnisse in den Kompartimenten Blatt, Halm und Ähre.

Im Blatt ist der WSC-Stoffwechsel wesentlich vom Aufbau und Abtransport des Transportmetaboliten Saccharose geprägt. Unter höheren Temperaturen verläuft der Abtransport der Saccharose schneller, so konnte im Klimakammerversuch bei der nach CONROY *et al.* (1994) für die Photosyntheserate optimalen Temperatur von 25 °C und Starklicht eine geringere Saccharoseakkumulation festgestellt werden. Die Akkumulation von Assimilaten im Quellengewebe erfolgt bei hohen Temperaturen weniger stark, da offensichtlich die gesteigerte Enzymaktivität im Transport- und Senkengewebe für einen schnelleren Abtransport der gebildeten WSC sorgt. Bei extremer Lichteinstrahlung schien aber zumindest kurzfristig die Akkumulation zu sehr hohen Spitzenkonzentrationen führen zu können, wie der Tagesgang der WSC zum Tag 1 (siehe Kap. 3.4.2.1) zeigte.

Fruktane konnten im Blatt als bedeutende WSC-Komponente ermittelt werden, während plastidäre Stärke – im Gegensatz zur Sorte „Nandu“ (vergl. MEYER *et al.*, 1997) oder „Hanno“ (vergl. BALAGUER *et al.*, 1995) – keine Bedeutung als Metabolit im Kohlenhydratstoffwechsel von „Minaret“ hat. Die meisten Weizensorten haben nach POLLOCK UND CAIRNS (1991) im Blattgewebe keinen ausgeprägten Stärke- aber einen intensiven Fruktanstoffwechsel, so wurden Fruktane mit einer Kettenlänge (DP) > 5 auch von BALAGUER *et al.* (1995) in Weizenblättern gefunden. Die Differenzierung der Fruktanfraktionen für Minaret belegt in allen Pflanzenfraktionen ein Vorherrschen der oligomeren Fruktane (DP 3-20). Glucose- und Fructosegehalte im Blattgewebe blieben im Tages- und Ontogenieverlauf relativ konstant und haben als Zwischenmetabolite im Saccharose- und Fruktanstoffwechsel eine nachgewiesene Triggerfunktion zur Regulierung der Photosyntheseleistung (vergl. VAN OOSTEN UND BESFORD, 1996).

Zentraler Untersuchungspunkt der vorliegenden Arbeit war die WSC-Dynamik im Halm. Die Bedeutung der WSC für die Halmphysiologie ist schon aus dem bis zu 37,5 %igen Anteil dieser Metabolitklasse an der Halmmasse ersichtlich. Bis zur Kornreife wurden die WSC dann fast vollständig verstoffwechselt. Wie erwartet, hatten bei Kontrollbedingungen die Fruktane in Peduncle und Resthalm zwischen Anthese und Ernte den größten Anteil an den WSC. Die relativ hohen Anteile der Saccharosefraktionen in allen Halmfraktionen lassen

sich aus ihrer Funktion als Transportmetabolit im Phloem und aus der gerade im Peduncle nicht zu unterschätzenden Photosyntheseleistung erklären. Während die Saccharosekonzentration im Phloem relativ konstant bleibt, zeigt die Saccharosekonzentration im grünen Gewebe den auch im Blatt typischen Tagesgang. Im Tagesverlauf konnte die Verlagerung der Assimilate vom Blatt zum Halm nicht eindeutig nachvollzogen werden. So wurden die höchsten WSC-Konzentrationen im Halm z.T. tagsüber und z.T. nachts ermittelt. Offensichtlich kommt es in diesem Zusammenhang zur Überlagerung mehrerer Prozesse, die bei freilandnahen Versuchsbedingungen schwer zu interpretieren sind. So gingen dem Tagesgang 4 (23.07.) für die Quellenstärke günstige Sonnentage voraus, was offensichtlich zu hohen Restkonzentrationen im Halmgewebe führte. Im Mittel der drei Vortage wurden $456 - 480 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gemessen, am 23. 07. hingegen betrug das Tagesmittel für die Strahlung nur $342 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Bei der aufgrund der eingeschränkten Photosyntheseleistung geringeren Quellenstärke ist in diesem Fall eine Mobilisierung der im Halm akkumulierten Fruktane zur Ährensenke wahrscheinlich.

Da für eine optimale Kornfüllung eine gleichmäßige Füllungsrate am günstigsten ist, ist ein stetiger Assimilatstrom hin zur Ähre gerade nachts eine wichtige Komponente der Ertragsbildung. Interessanterweise scheint es in der Dunkelperiode auch zu einer Assimilatverlagerung vom Halm zur Wurzel zu kommen, wie die Ergebnisse zum 3. Tagesgang zeigen.

4.2.3 Wirkung von CO₂

Unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen kam es in Übereinstimmung mit vergleichbaren Untersuchungen (BARNES *et al.*, 1995; NIE *et al.*, 1996) zu einer verstärkten Akkumulation von Assimilaten im Quellengewebe, also im Blatt. BALAGUER *et al.* (1995) konnten dagegen keine WSC-Akkumulation durch eine CO₂ – Erhöhung *per se* nachweisen. Eindeutige Hinweise auf einen (verstärkten) Assimilatstau unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen gab es nicht. Zwar wurden z.B. am Tag4 einerseits schon in der Mittagszeit maximale WSC-Konzentrationen von 24 % der TM bei +320 ppm CO₂ ermittelt, während bei Normal-CO₂ das Ende der Akkumulation erst am Ende der Lichtperiode erreicht wurde. Andererseits ist wegen der geringen Strahlungsintensität ab der Mittagszeit dieses Tages ein Assimilatstau eher unwahrscheinlich. Ein weiteres Argument gegen die Annahme eines Assimilatstaus mit negativem Rückkopplungseffekt auf die Photosynthese ist die Feststellung, dass am Tag1 weitaus höhere WSC-Akkumulationen von bis zu 32 % der TM im Blatt gefunden wurden.

Im Halmgewebe wurden zwischen Anthese und Kornreife die WSC-Konzentrationen und aufgrund der längeren Halme noch mehr die WSC-Gehalte durch die CO₂ - Anreicherung geringfügig erhöht. Davon profitierten besonders die unteren Halmabschnitte, wie die Auswertung der Tagesganguntersuchungen im Jahr 1996 zeigte. Verantwortlich war die erhöhte Fruktanakkumulation, während die Saccharosekonzentration durch das CO₂ - Angebot relativ unbeeinflusst blieb. Die Monosaccharide waren bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen z.T. ebenfalls erhöht. Erhöhte Fructosekonzentrationen weisen nach KÜHBAUCH UND THOME (1989) auf einen erhöhten Fruktanmetabolismus, also vermutlich einen beschleunigten Fruktanabbau hin. Im Verlauf der Kornfüllung sanken die WSC-Konzentrationen im Halmgewebe bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen bei beschleunigter Kornfüllung schneller. Dies deutet – wie schon die Blattalterung – auf eine beschleunigte Seneszenz hin.

4.2.4 Wirkung von O₃ / Trockenstress

Unter Trockenstress konnten für die Fraktionen Blatt und Halm in Bezug auf die WSC zwei unterschiedliche Trends beobachtet werden, die sich aus der verminderten Photosynthesekapazität ergeben.

- 1) Im grünen Blattgewebe wurden meist erhöhte WSC-Konzentrationen zugunsten der neutralen Zucker Saccharose, Glucose und Fructose beobachtet. Bei diesem hohen Grundlevel an WSC wurde allerdings kein ausgeprägter Tagesgang der WSC-Konzentrationen festgestellt. Eine Erklärung könnte die Aufrechterhaltung eines hohen osmotischen Potentials zur besseren Wasserversorgung des assimilatorisch tätigen Gewebes sein. Der fehlende diurnale Zyklus ist ein Indiz für eine geringe Nettophotosyntheserate unter Trockenstress.
- 2) Im Halmgewebe wurden – insbesondere gegen Ende der Kornfüllung – niedrigere WSC-Konzentrationen zu Lasten der Fruktane festgestellt. Teilweise waren die Monosaccharidkonzentrationen deutlich erhöht. Der geringere Aufbau von Halmreserven unter Trockenstress ist wegen der verringerten Photosyntheseleistung nicht verwunderlich. Auch im Halm ist ein erhöhter Anteil niedermolekularer Zucker vorteilhaft für die Aufrechterhaltung des osmotischen Potentials. So fanden KEREPEŠI *et al.*, (1998) im Halm trockenresistenter Weizensorten höhere Anteile an reduzierenden Zuckern als bei sensitiv auf Trockenstress reagierenden Varietäten. Andererseits sind hohe Fructosekonzentrationen im Halmgewebe von Weizen ein Hinweis auf eine verstärkte Mobilisierung der Fruktane zur Versorgung des wachsenden Korns (vergl. KÜHBAUCH UND THOME, 1989).

Im Gegensatz zum allgemeinen Trend wurden im Jahr 1994 im Vergleich zu den gut bewässerten Varianten erhöhte WSC-Konzentrationen im Halmgewebe von NF / TS ermittelt. Hohe WSC-Konzentrationen im Halm können entweder ein Indiz für eine hohe Quellenaktivität oder eine eingeschränkte Senkenkapazität sein. Eine erhöhte Quellenaktivität unter Trockenstress erscheint zunächst unwahrscheinlich, könnte aber auf Einzelhalmebene durchaus möglich sein. Wegen der geringeren Anzahl an Nebentrieben sind grünen Blatt- und Halmflächen besser zum Licht exponiert, außerdem führt die geringere Halmlänge bei vergleichbaren Gehalten zu höheren Konzentrationen. Ein anderer Erklärungsansatz wäre eine durch eine verringerte Endospermzahl verringerte Senkenstärke, die einen Assimilatstau hervorruft.

Da die Wirkung erhöhter O₃ – Konzentrationen bei hoher Variabilität der Datensätze relativ gering war, lässt sich mit den Versuchsergebnissen in Bezug auf die WSC weder eine eindeutige Aussage zur Wirkung von Ozon *per se* noch über Wechselwirkung von Trockenstress und erhöhten O₃ – Konzentrationen treffen. Je nach Randbedingungen ist die Wirkung von Ozonbelastungen auf die WSC unterschiedlich. So fanden BALAGUER *et al.* (1995) im Klimakammerversuch nach Ozonbegasungen eine verringerte WSC-Akkumulation und eine verstärkte Dunkelatmung im Blatt. Einerseits stehen damit weniger Assimilate für den Export zur Verfügung, andererseits kommt es zu einer weitaus geringeren WSC-Akkumulation im Tagesverlauf. Die erhöhte Respiration lässt sich bei derartigen Experimenten auf den durch die O₃ – Belastung erhöhten Energiebedarf für Entgiftungs- und Reparaturprozesse zurückführen (vergl. ALSCHER UND AMTHOR, 1988). Im Gegensatz zu BALAGUER *et al.* (1994) ermittelten dagegen MEYER *et al.* (1997) nach Ozonbelastung im Blattgewebe erhöhte WSC-Konzentrationen und führen dies auf eine durch Membranschäden verursachte verringerte Phloembeladung zurück.

4.2.5 Wirkung von Quellen-Senken-Manipulationen

Im Zusammenhang mit der Fragestellung, inwieweit erhöhte CO_2 – Konzentrationen eine Verschiebung der Verhältnisse zwischen Quellen- und Senkenstärke bewirken, erschien es interessant, am Versuchsobjekt definierte Manipulationen dieser Verhältnisse vorzunehmen und u.a. auf Ebene der Kohlenhydrate Analysen durchzuführen. Dass das Verhältnis von Quellen- und Senkenstärken einen unmittelbaren Einfluss auf den Kohlenhydratmetabolismus hat, konnte im vorliegenden Versuch anhand der WSC-Konzentrationen im Halm nach den Quellen-/Senkenmanipulationen bestätigt werden. So wurden im Einklang mit den Untersuchungen von KÜHBAUCH UND THOME (1989) die Halmreserven bei eingeschränkter Quellenstärke schneller und bei verringerter Senkenstärke langsamer abgebaut.

Außerdem wurde deutlich, dass die Nutzung der Halmreserven zur Kornfüllung je nach vorliegenden Quellen-Senken-Verhältnissen absolut und zeitlich unterschiedlich ausfällt. So war 1995 offensichtlich die Kornfüllung bei quellenmanipulierten Pflanzen annähernd vollständig, nur zeitlich verzögert. Die Rolle der vor der Blüte gebildeten Halmreserven bei der Kornfüllung darf dabei nicht überschätzt werden, zumal der Beitrag schon rein rechnerisch unter 30% liegt (vergl. Tab. 3.13 und 3.14). Auch GEBBING *et al.* (1999) fanden nach C13 / C12 –Markierungsexperimenten mit Sommerweizen nur maximal 29 % des vor der Anthese assimilierten Kohlenstoffs im reifen Korn wieder. Der Hauptanteil der im Korn eingelagerten Assimilate stammt direkt aus den beiden obersten Blättern (Fahne: 50-60%, zweitoberstes Blatt: 20-30%) und der Ährenphotosynthese (15-25%) (DLG, 1981). Die Versuchsergebnisse zeigen deutlich, dass bei eingeschränkter Quellenstärke der WSC-Speicher im Halm schneller aufgebraucht wird. Eine Aussage, inwieweit die Halmreserven zur Aufrechterhaltung des Gesamtstoffwechsels oder zur Kornfüllung genutzt werden, kann mit den vorliegenden Ergebnisse nicht getroffen werden. Auffällig ist allerdings, dass – wie bei KÜHBAUCH UND THOME (1989) - auch bei eingeschränkter Senkenstärke ein fast vollständiger Abbau der Halm-WSC stattfindet. AUSTIN *et al.* (1977) geben in diesem Zusammenhang zu Bedenken, dass bei ihren C14-Markierungsexperimenten weniger als 50 % des aus dem Halm verschwundenen Kohlenstoffs im Korn wieder gefunden wurde. Durch Ährenmanipulation eingeschränkte Senkenkapazität hatte auf die Fructose- und Fruktankonzentrationen eine ähnlich steigernde Wirkung wie erhöhte CO_2 – Konzentrationen. Relativ hohe Fructosekonzentrationen weisen nach KÜHBAUCH UND THOME (1989) auf eine beschleunigte Fruktandegradation und auf erhöhte respiratorische Verluste hin.

4.2.6 Fazit

Die WSC-Untersuchungen sollten dem Erkenntnisgewinn zum Einfluss der erhöhten CO_2 – Konzentrationen auf die C-Verlagerung, sowie die veränderten Gleichgewichte zwischen Quellen- und Senkenstärken dienen. Die erwartete Steigerung der WSC-Konzentrationen durch eine CO_2 – Erhöhung konnte im Versuch grundsätzlich in allen Kompartimenten nachvollzogen werden. SMART *et al.* (1994) fanden in Weizenkeimlingen nach extrem hohen CO_2 – Begasungen (1200ppm gegenüber 360 ppm) in Weizenblättern deutlich erhöhte Fruktankonzentrationen. Diese einseitige Bevorzugung konnte aber unter gemäßigteren CO_2 - Erhöhungen weder im vorliegenden Versuch noch durch DUBOIS *et al.* (1990) festgestellt werden. Ein Konzentrationsgleichgewicht der verschiedenen WSC-Komponenten ist aus energetischen Gründen sinnvoll. So weisen NELSON UND SPOLLEN (1987) darauf hin, dass durch den Fruktanaufbau der Saccharosegradient im Phloem erzeugt bzw. aufrechterhalten wird.

Da der Kohlenhydratstoffwechsel – besonders im Blatt – direkt an die Photosynthese, also dem CO_2 – Fixierungsprozess anschließt und Grundlage der Ertragsbildung darstellt,

erscheint eine Verknüpfung der Versuchsergebnisse der Gaswechselbestimmungen, der WSC-Analytik und der Ertragsanalyse im Hinblick auf die CO₂ – Anreicherung sinnvoll. Zukünftige Versuche sollten eine verbesserte Kopplung von Bestandesgaswechselmessungen und WSC-Bestimmungen berücksichtigen. Unter der Annahme, dass die Kapazitäten für den Abtransport der Assimilate bei beiden CO₂ – Varianten (NF und +320) zu den Senken vergleichbar ist, weisen die erhöhten WSC-Konzentrationen im Tagesmittel und auch die höheren Spitzenkonzentrationen an WSC bei der Variante +320 im Vergleich zu NF auf die erhöhte P_n hin. Die erhöhte Quellenstärke spiegelte sich nicht gleichermaßen in höheren Erträgen wider. So betrugen die Ertragssteigerungen bei +320 im Vergleich zu NF bei ausreichender Bewässerung im Mittel der drei Versuchsjahre +21 %, lagen damit deutlich unter dem Mittel aller im Rahmen der ESPACE-Wheat erhobenen Ertragsvergleiche (Steigerung um +35 %, siehe BENDER *et al.*, 1998 oder der von CURE und ACOCK (1986) ermittelten Steigerung von +35 % bei CO₂ - Verdopplung. Da sowohl die Gaswechselbestimmungen als auch die WSC-Konzentrationsbestimmungen nur Momentaufnahmen zur Anthese darstellen, die Ertragsbildung aber von der gesamten Pflanzenentwicklung abhängig ist, sind entsprechende Vergleiche nur als Näherung an die tatsächlichen Verhältnisse aufzufassen. In Übereinstimmung mit anderen Untersuchungen (z. B. WHEELER *et al.*, 1996b) wurde die Ertragssteigerung in den Jahren 1994 und 1995 hauptsächlich durch eine erhöhte Überlebensrate der Nebentriebe, also einer Erhöhung der Ährenzahl pro Grundfläche hervorgerufen, im Versuchsjahr 1996 war die Erhöhung des TKG die Hauptkomponente der Ertragssteigerung unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen. Schon bei einer CO₂ – Zudosierung von +160 ppm wurden bei gut bewässerten Bedingungen maximale Erträge, also eine "CO₂ – Sättigung" erzielt, eine Erhöhung der CO₂ – Konzentration brachte nur unter Trockenstressbedingungen eine weitere Ertragssteigerung. MULHOLLAND *et al.* (1997) dagegen dokumentierten einen linearen Anstieg des Ertrags bei Verwendung ähnlicher CO₂ – Zudosierungen. Als optimal für Weizen sehen GROTHENHUIS UND BUGBEE (1997) eine CO₂ – Konzentration von 1200 ppm an, eine weitere Erhöhung auf 2500 ppm führte in ihren Experimenten zu Ertragseinbußen von -22 % (gegenüber 1200 ppm) bei verschlechtertem Harvestindex.

Die durch die Senkenmanipulation verlängerte Kornfüllphase und das verbesserte Assimilatangebot führte im Experiment zu optimalen Bedingungen bei der Kornfüllung. Es kann davon ausgegangen werden, dass dadurch die maximale Kapazität ausgeschöpft wurde und somit ein Vergleichsmaß zur Beurteilung der Senkenausnutzung durch die CO₂- , O₃- , und Trockenstressbehandlungen vorliegt. Normalerweise ist die Kornfüllungsrate und das finale Korngewicht quellenlimitiert (MA *et al.*, 1996) .

Zukünftige Züchtungsstrategien sollten die beobachteten Ungleichgewichte zwischen Quellen- und Senkenstärke berücksichtigen. Die Verwendung von gentechnischen Methoden ist z.B. bei der Optimierung der zuckerspezifischen Carrierproteine angedacht (vergl. KOSSMANN *et al.*, 1996) Eine Optimierung des Phytohormonstoffwechsels ist bei veränderten Quellen – Senken – Gleichgewichten ebenfalls für den Erfolg einer zukünftigen Züchtung notwendig, da die Einlagerung von Assimilaten im Getreidekorn durch Phytohormone reguliert wird (MICHAEL, 1984).

4.3 Zusammenfassende Bewertung

Die oben diskutierten Versuchsergebnisse lassen sich im Kontext mit der Literatur zu Hypothesen und Schlussfolgerungen verarbeiten, die in den nächsten Kapiteln vorgestellt werden.

4.3.1 Wirkung erhöhter CO₂ – Konzentrationen auf die Ertragsbildung von Weizen

Eine eingehende Analyse des photosynthetischen Gaswechsels an den hier als Untersuchungsobjekt dienenden Pflanzenbeständen führte zu der Erkenntnis, dass eine Senkenlimitierung der Photosynthese unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen wahrscheinlich ist (BURKART, 1998). Die hier dargestellten Ergebnisse sind geeignet diese Hypothese zu stützen. Allerdings scheint die Senkenlimitierung nur zu bestimmten Wuchsstadien und dann auch nur kurzfristig im Tagesverlauf (bei starker Strahlung) relevant zu sein, zumal die gebildeten Senken auch bei Hoch-CO₂ im Versuchsjahr 1996 nicht optimal genutzt wurden.

Eine negative Rückkopplung der Photosynthese durch hohe Zuckerkonzentrationen bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen erscheint nach den hier dargestellten Ergebnissen unwahrscheinlich. So wurden bei extremen Lichtbedingungen sehr hohe Akkumulationen im Blattgewebe gefunden (bis 32 % der TM). Diese hohen Konzentrationen wurden zwar bei Hoch-CO₂ gefunden, trotzdem scheint eine Photosyntheselimitierung allenfalls kurzfristig und bei extremer Sonnenstrahlung stattzufinden. Ein verzögerten Abtransport / Verbrauch der WSC im Blattgewebe unter +320 gegenüber NF ist zu vermuten, so war z.B. am Tag3 um 01.35 Uhr die Gesamt – WSC – Konzentration im Blattgewebe um + 41 % erhöht. Auch im Mittel aller Tagesgangbestimmungen im Blatt wurden grundsätzlich höhere WSC-Konzentrationen bei Hoch-CO₂ gefunden. Der Abtransport der in der Lichtphase akkumulierten Assimilate in der nachfolgenden Dunkelperiode war zwar verzögert, aber vollständig. Diese Befunde werden nicht als eindeutiges Indiz einer Senkenlimitierung der Photosynthese bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen gewertet. Die Rolle der Kompartimentierung der gebildeten Assimilate verbleibt unklar. Falls die Saccharose hauptsächlich in der Vakuole gespeichert wird, ist dieser Zucker von den Vorgängen der Photosynthese separiert. Ob die von der Zuckerkonzentration (Glucose) getriggerte Aktivität des Photosyntheseapparats durch die verstärkte Assimilatbildung unter Hoch-CO₂ zurückgefahren wird, konnte hier nicht festgestellt werden. Die Funktionstüchtigkeit des Regulierungsapparats für die Kompartimentierung ist vermutlich entscheidend für die von einigen Autoren vermutete Feedback-Limitierung der Photosynthese. So sehen TUBA *et al.*, (1994), MCKEE UND WOODWARD (1994b) sowie SICHER UND BUNCE (1997) einen Zusammenhang zwischen erhöhten WSC- bzw. Stärke-Konzentrationen sowie einem Verlust an RubisCo-Aktivität. Bei niedrigen Temperaturen ist das Problem vermutlich wegen der mit der Kompartimentierung, der Einschleusung ins Phloems und der Senkenaktivität verknüpften (und geringeren im Vergleich zu höheren Temperaturen) Enzymaktivitäten verschärft. Die unter kontrollierten Klimabedingungen (T15/HL) im CSTR-Versuch ermittelte hohen WSC-Konzentrationen am Ende der Lichtperiode weisen jedenfalls darauf hin. BUNCE (1992) schließt aus Versuchen an Sojabohne und Zuckerrübe, dass das Herunterfahren der Photosynteseraten bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen regulatorisch bedingt ist und nicht Ausdruck einer Veränderung in der Zusammensetzung des Photosyntheseapparates ist und es normalerweise nicht zu einer Feedback-Inhibition der Photosynthese durch Zuckerakkumulation kommt.

Eine Akklimation der Photosynthese bei erhöhten CO₂- Konzentrationen im Sinne eines Verlustes an RubisCO wurde im Rahmen der ESPACE-Wheat-Versuche an Minaret bis zwei Wochen nach der Anthese nicht beobachtet (siehe MITCHELL UND THEOBALD, 1997).

Offensichtlich kommt es nur zu einer zeitlichen Verschiebung des Abbaus des Photosyntheseapparates, welcher vormals als Akklimatisation interpretiert wurde (NIE *et al.*, 1995a; MILLER *et al.*, 1997).

Die gewonnenen Erkenntnisse lassen sich zu Hypothesen verarbeiten:

Hypothese: Es kommt auch bei einer CO₂ – Verdopplung allenfalls bei kurzfristigen Extremsituationen zu einer Feedback-Hemmung der Photosynthese durch hohe WSC-Konzentrationen im photosynthetisch aktiven Gewebe von Weizen

- Die Tagesgänge der WSC in den OTC zeigten bei typischen Wetterbedingungen zwar bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen höhere WSC-Akkumulationen im Blatt als in der Kontrolle, gleichzeitig wurde jedoch auch eine hohe Maximalkonzentration bei Extrembedingungen (Tag1: 32 % WSC in der TM) gefunden.
- Im Klimakammerversuch wurden maximale WSC-Konzentrationen bei der Kombination von hoher Beleuchtung und niedrigen Temperaturen erreicht, allerdings gab es bei dieser Kombination (T15/HL) keine Unterschiede in den WSC-Gehalten beider CO₂ – Varianten.
- Eine Akklimatisation der Photosynthese im Sinne eines schnellen Abbaus des Photosyntheseapparats zur besseren Haushaltung von Stickstoff kann anhand der Chlorophyllgehalte bis zwei Wochen nach der Anthese nicht nachgewiesen werden.
- Ein schnellerer Chlorophyllabbau unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen wurde zwar festgestellt, korrelierte jedoch mit der schneller abgeschlossenen Kornfüllung unter Hoch-CO₂.

Das parallele Auftreten einer Kohlenhydratakkumulation und der Rückgang von Gentranskripten von Photosyntheseenzymen im FACE-Experiment von Maricopa werden von NIE *et al.* (1995a) nicht als schlüssiger Beweis für eine direkte Inhibition der Genexpression durch lösliche Zucker im Blatt angesehen. Auch DELGADO *et al.* (1994) konnten bei für eine Akkumulation von Kohlenhydraten günstigen Bedingungen (tiefe Temperaturen und niedrige N-Versorgung) keine Reduktion der Photosynthese-Kapazität feststellen. Andererseits gibt es schlüssige Hinweise, dass die Repression der Transkription der Photosynthesegene mittels Glucose getriggert wird (VAN OOSTEN UND BESFORD, 1996; DRAKE *et al.*, 1997). Das Fehlen einer nach Kompartimenten aufgeschlüsselten Analyse der Konzentrationen an wasserlöslichen Kohlenhydraten erschwert die Interpretation von hohen Zuckerkonzentrationen in Zusammenhang mit einer veränderten Genexpression der Photosyntheseenzyme im Cytoplasma (siehe auch SICHER UND BUNCE, 1997).

Hypothese: Eine mangelnde Senkenstärke kann nur eine Teilkomponente für die relativ geringe Ertragssteigerung durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen sein

- In Topfversuchen wurden höhere LAI und Ährenzahlen als im Bestand erreicht, grundsätzlich ist also eine stärkere Senkenausbildung möglich.
- Die durch Senkenmanipulation der Halme festgestellten maximal möglichen TKG wurden unter erhöhten CO₂ – Bedingungen im Versuchsjahr 1996 nur zu 93 % ausgeschöpft.
- Die Halmreserven waren unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen zur Anthese, also dem Zeitpunkt der höchsten Akkumulation nur auf Halmebene geringfügig erhöht, demnach war das Quellen-Senken-Verhältnis nicht entscheidend gestört.

- Die physiologisch offenbar unproblematische maximale WSC-Konzentration von 36,1 % der TM im Halmgewebe getopfter Pflanzen in der Behandlung +320 (siehe Tab A-51) wurde im Bestandesversuch nach manuell eingeschränkter Senkenstärke noch übertroffen (37,5 %, siehe Tab. A-58), die maximale Pufferkapazität des Halms wurde also nicht ausgenutzt.
- Unter kontrollierten Klimabedingungen (CSTR-Versuch) erfolgte der Abtransport der Assimilate unter Hoch-CO₂ schneller als bei NF. Offensichtlich war in diesem Fall (Wuchsstadium vor der Anthese) die Senkenstärke bei +300 ppm CO₂ gegenüber NF sogar erhöht.

4.3.2 Wirkung erhöhter O₃ – Konzentrationen auf die Ertragsbildung und Wechselwirkung mit erhöhten CO₂ - Konzentrationen

Die durch hohe O₃ – Dosen hervorgerufene sichtbare Blattschädigung bzw. die verfrühte Blattseneszenz in den frühen Wuchsstadien vor der Fahnenblattentwicklung konnte durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen signifikant gemildert werden. Auch MULHOLLAND *et al.* (1997, 1998) fanden bei dem untersuchten Kultivar Minaret in zwei Versuchsjahren eine Schutzwirkung erhöhter CO₂ – Konzentrationen auf O₃ – induzierten Blattschäden (verfrühte Seneszenz) in frühen Wuchsstadien. Mechanismus dieser Schutzwirkung ist die mit der höheren WUE verknüpfte Herabsetzung der stomatären Leitfähigkeit bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen. An den Versuchspflanzen konnte BURKART (1998) bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen geringere Transpirationsraten nachweisen. Dadurch kommt es zu einer geringeren O₃ – Aufnahme ins Blattgewebe (ALLEN, 1990). Inwieweit die Aufrechterhaltung der grünen Blattfläche bei O₃ – Stress der Pflanze in ihrer gesamten Entwicklung nützt, hängt von weiteren Faktoren ab. So wurden unter mäßigen O₃ – Belastungen bei O₃ – sensitiven Sorten (Indikator: verfrühte Blattseneszenz) im Vergleich zu O₃ – resistenten Sorten der gleichen Art häufig höhere Biomassen und Erträge insgesamt gefunden. Die Aufrechterhaltung eines Abwehrmechanismus zum Schutz vor O₃ kann demnach durch den hohen Assimilatbedarf bzw. wegen der reduzierten Stomataöffnung die C-Versorgung der für die Ertragsbildung wichtigen Prozesse einschränken.

Die Ergebnisse der hier präsentierten Untersuchungen führten unter Berücksichtigung einschlägiger Literatur zur Entwicklung der beiden folgenden Hypothesen:

Hypothese: O₃ - induzierte Blattschäden in frühen Wuchsstadien können bei mäßiger O₃ – Belastung durch verstärkte Nachbestockung kompensiert werden, so dass es zu keiner Ertragseinbuße kommt

Folgende Hinweise stützen diese Vermutung:

- Im Versuchsjahr 1996 wurde im vorliegenden Versuch bei beiden untersuchten CO₂ – Konzentrationen eine verstärkte Nachbestockung und die Ausbildung von mehr Ähren nachgewiesen, es kam zu keinen O₃ – induzierten Ertragseinbußen.
- MULHOLLAND *et al.* (1997) dokumentierten bei niedrigen O₃ -Zudosierungen ebenfalls eine Kompensation geringerer Kornzahlen pro Ähre und TKG durch erhöhte Ährenzahlen zur Ernte.
- Bei höheren O₃ – Dosen ist die phytotoxische Wirkung offenbar zu stark um derartige Kompensationen hervorrufen zu können. So ermittelten MULHOLLAND *et al.*, 1998 im Folgejahr bei höheren O₃ - Dosen deutliche Ertragseinbußen durch O₃ ; auch BARNES *et al.* (1995a) fanden bei O₃ – Spitzendosierungen von 75 ppb im Klimakammerversuch keine Schutzwirkung durch erhöhte CO₂ – Konzentrationen.

Hypothese: Erhöhte O₃ – Konzentrationen können unter geeigneten Randbedingungen den positiven CO₂ – Effekt auf die Ertragsbildung steigern

Falls die Fähigkeit zur Senkenausbildung nicht adäquat zum Potential der erhöhten Quellenstärke ist, kann z.B. die verstärkte Nachbestockung von O₃ – geschädigten Pflanzen die Senkenstärke effektiv erhöhen. Ausgangspunkt dieser Überlegung ist, dass die Pflanze bei O₃ – Stress einen höheren Assimilatverbrauch hat um a) Abwehr- und Reparatur-Prozesse zu unterhalten, b) neue Blattflächen aufzubauen und c) zusätzliche Triebe (2. und 3. Bestockung) als Ersatz für geschädigte Pflanzenorgane zu schaffen (vergl. PLEIJEL *et al.*, 1995). Der ständige Abfluss der im Quellengewebe produzierten Assimilate zu diesen zusätzlichen Senken könnte für ein längeres Aufrechterhalten der maximalen Photosynthesekapazität auch unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen führen und die vermutete Feedback-Hemmung der Photosynthese verhindern oder hinauszögern. Die zusätzlich geschaffenen Senken wiederum sind Ausgangspunkt zur Produktion weiterer ertragsbildender Komponenten.

Die oben formulierte Hypothese stützt sich auf folgende Beobachtungen

- Die WSC-Konzentrationen im Blattgewebe (Fahne, Blatt_{grün} und Blatt_{gelb}) der Behandlung +320 / O₃ / GB waren zur Anthese 1996 bei ähnlichen Chlorophyllgehalten (Tab. A-52, Datum 10.07.) geringer als in der Behandlung +320 / NF / GB (Tab. A-61 und A-62), im Halm jedoch höher (Tab. A-63).
- In der Variante +320 / O₃ / GB wurden in den Jahren 1995 und 1996 an allen Terminen die höchsten Biomassen aller Behandlungen gefunden.
- Die Fahnenblattseneszenz 1995 unterschied sich in den Varianten +320 / O₃ / GB und +320 / NF / GB nicht signifikant (Tab. A-11).
- Der Chlorophyllabbau im Fahnenblatt 1996 in +320 / O₃ / GB war gegenüber der Variante +320 / NF / GB signifikant verzögert (Tab. A-52, Datum 26.07.).
- Die erhöhten Erträge bei O₃ - Belastung beruhten in den Jahren 1995 und 1996 bei der Behandlungsvariante +320 / O₃ gegenüber +320 / NF auf erhöhte Halmzahlen bzw. Ährenzahlen.
- MULHOLLAND *et al.* (1997, 1998) ermittelten bei ähnlichen Versuchsansätzen unter relativ geringer O₃ – Zudosierung (saisonaler AOT 40: 19000 ppb h) geringfügig höhere Erträge (1995: +6 %) und bei höherer O₃ – Zudosierung (saisonaler AOT 50: 36000 ppb h) niedrigere Erträge (1996: -18 %) bei Kombination von erhöhten CO₂ – Konzentrationen (680 ppm) und erhöhten O₃ – Konzentrationen im Vergleich zu Pflanzen bei 680 ppm ohne O₃ – Zudosierung.

Andererseits gibt es Hinweise, dass die formulierte Hypothese nur einen sehr eingeschränkten Geltungsbereich hat. BARNES *et al.*, (1995) postulieren, dass erhöhte CO₂ – Konzentrationen auf zellulärer Ebene die Pflanzen sensibler gegenüber O₃ – Belastungen machen. So gibt es Belege für geringere Gehalte an antioxidativ wirkenden Schutzsubstanzen und Enzymen sowie für eine erhöhte Ethylenproduktion bei erhöhten CO₂ – Konzentrationen, welche dem positiven Effekt einer verringerten stomatären Leitfähigkeit entgegenwirken (vergl. Referenzen in BARNES *et al.*, 1995a). MCKEE *et al.*, 1997b dagegen fanden bei Sommerweizen bei moderaten O₃ – Konzentrationen (Spitzenkonzentrationen von 60 ppb im Klimakammerversuch) keinen Rückgang der Schutzsubstanzen Ascorbat und Glutathion unter erhöhten CO₂ – Konzentrationen sowie eine Schutzwirkung von Hoch CO₂ durch geringere Stomataöffnung.

Bei getopften Pflanzen und unter Trockenstress wurden derartige Kompensationseffekte in den hier präsentierten Versuchen nicht beobachtet, die Randbedingungen des Experiments spielen offensichtlich eine noch unbekannte Schlüsselrolle bei der Ausprägung des dargestellten Phänomens.

4.3.3 Wirkung von Trockenstress auf die Ertragsbildung und Wechselwirkung mit erhöhten CO₂ – Konzentrationen

Die positive Wirkung erhöhter CO₂ – Konzentrationen auf die Ertragsbildung von Minaret bei eingeschränkter Wasserzufuhr ist evident. Mit zunehmender CO₂ – Konzentration wurde ein linearer Anstieg der Erträge bei eingeschränkter Wasserversorgung ermittelt (Abb. 3.10). Durch TS hervorgerufene Ertragseinbußen konnten in allen drei Versuchsjahren bei der Behandlung +320 kompensiert werden (Vergleich NF / GB und +320 / TS).

Hypothese: Erhöhte CO₂ – Konzentrationen können den negativen Einfluss von Trockenstress kompensieren, den Halmreserven kommt bei während Blüte und Kornfüllung wirkender Dürre eine stärkere Bedeutung zu

- Der rechnerisch ermittelte Anteil der zur Anthese vorhandenen Halmreserven an der Kornfüllung war in zwei Versuchsjahren bei +320 / TS höher als bei NF / TS (siehe Tab. 3.13 und Tab. 3.14)
- Im Halmgewebe wurden in der Behandlung +320 / TS im Versuchsjahr 1996 geringere Anteile an Monosacchariden gefunden als bei NF / TS, was ein Indiz für eine geringere Notwendigkeit einer osmotischen Regulation darstellt (siehe Tab. A-63 und Tab. A-64)
- Das TKG unmanipulierter Ähren ist im Vergleich zu senkenmanipulierten Halmen bei +320 / TS unverändert, bei NF / TS aber um – 28 % niedriger

Den positiven Einfluss von erhöhten CO₂ – Konzentrationen auf die Stresstoleranz gegenüber Trockenheit bestätigen auch CONROY *et al.* (1994). So war die Kapazität von bei 660ppm kultivierten Pflanzen zur Aufrechterhaltung des Zellvolumens und damit auch die Blattwachstumsrate nach Ende der Trockenstressbehandlung gegenüber Pflanzen bei 340ppm unter Einfluss von Trockenstress erhöht.

Nicht alle Ergebnisse im Zusammenhang von erhöhten CO₂ – Konzentrationen und Trockenstress sind eindeutig. So war im Versuchsjahr 1995 unter Trockenstressbedingungen die Senkenstärke bei +320 ppm CO₂ anscheinend sehr gering ausgebildet. Das extrem niedrige TKG (26,7 g) dieser Behandlung (+320 / TS) weist bei einem gleichzeitig relativ hohen WSC-Verbleib im Halm zur Endreife auf die Ausbildung zu weniger Endospermzellen hin. Ursache dafür muß eine zusätzliche nicht mehr nachvollziehbare Stresssituation gewesen sein. Die entnommenen Pflanzen stellen vermutlich keine repräsentative Probe dar, zumal das Ährengewicht zur Milchreife höher war als zur Endernte, solch hohe Atmungsverluste erscheinen selbst bei einer beschleunigten Reife bei Hoch-CO₂ unrealistisch.

4.3.4 Übertragbarkeit der Versuchsergebnisse

Bedingungen der Pflanzenanzucht und Untersuchungsmethodik

Die Verwendung von Pflanzengefäßen mit eingeschränktem Wurzelvolumen hat in der Vergangenheit häufig zu nicht angebrachten Schlussfolgerungen und Überschätzungen des CO₂ – Effekts auf das Pflanzenwachstum geführt. ARP *et al.* (1991) fanden eine enge Beziehung zwischen Topfvolumen und photosynthetischer Akklimatisation bei Untersuchungen

über die Wirkung erhöhter CO_2 – Konzentrationen auf die Photosyntheskapazität. In Feldversuchen oder großen Pflanzgefäßen ($> 12,5 \text{ l}$) wurden in dieser Literaturübersicht keine Akklimatisationsphänomene der Photosynthese unter Hoch- CO_2 gefunden. Das Verhältnis von oberirdischer zu unterirdischer Biomasse kann als Indikator einer eingeschränkten Wurzelentwicklung dienen, da bei zu kleinen Pflanzgefäßen eine relativ kleinere Wurzelbiomasse gebildet wird (ARP *et al.*, 1991). Die im vorliegenden Versuch ermittelten Anteile der UBM an der Gesamtbiomasse lagen zur Anthese im Topfversuch 1994 und im Bestandesversuch 1995 übereinstimmend im Mittel aller Behandlungen bei 14 %. Nach Auswertung langjähriger Feldversuche ermittelte GREGORY (1994) für Getreide typische Anteile der UBM von 10 – 20 % an der Gesamt-Biomasse, demnach scheint im vorliegenden Versuch keine Wurzelraumlimitierung vorzuliegen.

Die ermittelten Ertragsdaten lagen bei den Topfversuchen deutlich höher als in den Bestandesversuchen, bei Verwendung des optimal nährstoffversorgten Torfsubstrats wurden die höchsten Erträge und Biomassen ermittelt. Andere Forschungsgruppen im Rahmen des ESPACE-Wheat Projektes konnten bei freilandnäheren OTC Versuchen, also bei Aufstellen der Kammern auf ein vorher präpariertes Feld, höhere Erträge erwirtschaften. So wurden in Nottingham, Wageningen, Carlow, Roskilde und Tervuren bei vergleichbarer PAR wie in Braunschweig im Jahr 1996 Hektarerträge zwischen 61 und 92 dt TM ermittelt, während im vorliegenden Versuch in diesem Jahr nur 50 dt ha^{-1} (Ring) bzw. 59 dt ha^{-1} (Topf) gefunden wurden (Werte jeweils auf Kontrollvariante ohne O_3 und CO_2 –Dosierung bei ausreichender Nährstoff- und Wasserversorgung). Welche Faktoren für die offensichtliche Ertragsdifferenz zwischen den Topf- und Bestandesversuchen verantwortlich waren, ist nicht völlig klar. Da zum Teil erhebliche Differenzen zwischen den beiden Wiederholungskammern einer Behandlungsvariante auftraten, und die Erde ziemlich stark verdichtet erschien (geringer Anteil an Grobporen) scheint die Saatbettbereitung eine Rolle zu spielen. Das verwendete Substrat führte im Vergleich der Pflanzengefäße zu höheren Erträgen im Topfversuch gegenüber den Minibeständen. Die Nährstoffversorgung erfolgte nach landwirtschaftlicher Praxis und wurde als ausreichend eingestuft. Untersuchungen zu N-Gehalten im Blattgewebe nach dem Konzept der "critical N-levels" ergaben beim Vergleich mit Literaturdaten (HOCKING UND MEYER, 1991; CONROY, 1992) keine eindeutigen Mangelercheinungen an diesem kritischen Nährelement (OMMEN *et al.*, 1998).

Die verwendete Methodik zur Senkenmanipulation verursacht auch bei vorsichtiger Durchführung eine Verletzung des Pflanzengewebes im Bereich des Leitgewebes zwischen Ährenspindel und Ährchenansatz. So wurde das Austreten eines klebrigen Zellsaftes beim Manipulieren beobachtet, die unvermeidbaren Verletzungen bei der Ährchenentfernung können nach MA *et al.* (1990) eine Veränderung des Phytohormon-Gleichgewichts zur Folge haben. Zudem wiesen die senkenmanipulierten Halme eine Woche nach der Manipulation bei massiv höheren Halmgewichten und WSC-Konzentrationen geringere TKG gegenüber den Kontrollpflanzen auf (siehe Tab. 3.7). Trotz hoher Verfügbarkeit an Assimilaten war also die Einlagerung ins Korn zunächst verzögert. Eine kurzfristige "Schockwirkung" im Bereich der verbliebenen Ähre scheint also zumindest im Versuchsjahr 1996 vorhanden gewesen zu sein. Da bis zur Ernte die senkenmanipulierten Halme deutlich höhere TKG produzierten als Kontrollpflanzen, waren die Pflanzen offensichtlich in der Lage die Verletzungen zu kompensieren. Die Interpretation der vor der Endreife ermittelten TKG muß den durch die Verletzung zusätzlich hervorgerufenen Stress berücksichtigen.

Zur Untersuchung des Effekts einer teilweisen Quellenlimitierung wurden im Versuchsjahr 1995 die Halme schattiert und im Versuchsjahr 1996 die beiden obersten Blätter von Haupthalmen entfernt. Das führte zur Ernte im Mittel aller Behandlungen im ersten Jahr zu kei-

ner Ertragseinbuße, während 1996 bei QM deutlich geringere TKG als bei KM gefunden wurden, also ein Behandlungseffekt auftrat. Offensichtlich war 1995 die Einlagerung der Assimilate nur zeitlich verzögert, zumal zur Milchreife ein deutlicher Unterschied im TKG zwischen KM und QM bestand. Diese Annahme wird auch dadurch unterstützt, dass die Halmtrockengewichte der QM zur Ernte 1995 höher waren als bei der Kontrolle. Die Pflanzen von KM und QM waren also nach der Manipulation nicht mehr im gleichen ontogenetischen bzw. physiologischen Zustand. Deshalb wurde auch 1996 eine andere Manipulationstechnik verwendet.

Destruktive Blattflächenbestimmungen zur Bestimmung photosynthetisch aktiver Pflanzenfläche berücksichtigen nicht die Photosynthesefläche von Halmen und Ähren, welche in späten Wuchsstadien wesentlich zur Bestandesphotosynthese beitragen (PUCKRIDGE, 1969). BURKART (1998) fand durch den Vergleich der hier dargestellten destruktiven (1995 und 1996) und nicht destruktiver Bestimmungen mit einem LAI-2000 (Licor, Lincoln, Nebraska, USA) für die Entwicklungsstadien WS 31 und WS 65 verschiedene lineare Beziehungen (WS 31: $y = 0,839 x$; WS 65: $y = 1,084 x$; $y = \text{LAI-2000-Wert}$, $x = \text{LAI destruktiv}$). Da die LAI – Bestimmungen hier keine zentrale Rolle spielten und Behandlungseffekte durch diese Ungenauigkeit kaum beeinflusst werden, erfolgte keine Datenkorrektur.

Verwendung von Kammersystemen

Die Freilandübertragbarkeit von in OTC gewonnenen Erkenntnissen zur Pflanzenentwicklung muss neben der ständigen Einwirkung des Luftaustausches durch das Gebläse die durch die Kammerfolie verringerte PAR und die z.T. extreme Temperaturerhöhung berücksichtigen. Die höheren Temperaturen und die niedrigere Einstrahlung hatten im vorliegenden Versuch eine Beschleunigung des Durchlaufens der Wachstumsphasen in den OTC zur Folge (hier nicht präsentiert, siehe OMMEN *et al.*, 1996). Auf vergleichbaren Anlagen wurden darüber hinaus Ertragseinbußen in den OTC dokumentiert, welche mit der geringeren Zeitspanne einer aktiven Photosynthese in Zusammenhang gebracht wird (FUHRER, 1994; MOYA *et al.*, 1997). Die Differenzen zum Außenklima wurden hier dargestellt (siehe Kap. 3.1). Natürliche Standorte mit ähnlichen klimatischen Bedingungen wie in den OTC sind denkbar, auch die natürlich vorkommenden jährlichen Unterschiede im Wettergeschehen liegen im Bereich der für die OTC ermittelten Abweichungen. Kritisch ist allerdings das Absinken der PAR bei einer gleichzeitig erfolgenden Temperaturerhöhung in den OTC, natürlicherweise ist die Kopplung von Temperatur und Einstrahlung umgekehrt. Der Einsatz von Kühlungssystemen beim Betrieb der OTC ist in diesem Zusammenhang zu fordern und wird auch schon erfolgreich praktiziert (VAN OIJEN *et al.*, 1998).

Die hier präsentierten Ergebnisse zur Wirkung erhöhter CO_2 – Konzentrationen führten in ihrer Größenordnung zu ähnlichen Ergebnissen hinsichtlich Ertrag und Wachstumsverlauf wie bei einer in Maricopa, AZ, durchgeführten Freilandbegasungen von Sommerweizen mit erhöhten CO_2 – Konzentrationen, also einem wesentlich naturnäheren Ansatz (siehe KIMBALL *et al.*, 1995). Bei geringeren Zudosierungen (370 und 550 ppm CO_2) wurden im FACE Experiment unter gut bewässerten Bedingungen +8 % und unter Trockenstress + 20 % höhere Erträge bei Zudosierung von CO_2 bei einer verbesserten WUE erzielt. Bei der mit der Stufe "550 ppm" vergleichbaren Behandlung "+160" wurden hier im Mittel beider Bestandesversuche 1995 und 1996 Steigerungsraten von +22 % (GB) und + 18 % (TS) festgestellt. Die positive Wirkung von erhöhten CO_2 – Konzentrationen bei Trockenstress konnte in Braunschweig allerdings bei der höchsten CO_2 – Stufe (+320 ppm) nachgewiesen werden. Detaillierte Untersuchungen zur Physiologie der Photosynthese ergaben weder beim FACE noch beim vorgestellten Experiment eindeutige Hinweise auf eine Akklimatisation der

Photosynthese (siehe NIE *et al.*, 1995b und BURKART, 1998). Ein Vergleich beider Versuchsansätze ist allerdings wegen der verschiedenen Sortenwahl und der unterschiedlichen Klimabedingungen in Arizona und Norddeutschland nur eingeschränkt möglich. Seit 1999 ist auch auf dem Gelände der FAL ein FACE-System im Einsatz (WEIGEL UND DÄMMGEN, 2000).

Die in den Jahren 1995 und 1996 auf den Beständen stehenden Gaswechselkammern zur Bestimmung von Gaswechselfparametern (BURKART, 1998) hatten bei einer einseitigen Beanspruchung der Behandlungen NF und +320 einen Einfluss auf das Mikroklima in den OTCs, zumal nicht alle hier untersuchten Behandlungen in gleicher Weise mit diesem Equipment untersucht wurden. Im Extremfall standen diese „Tonnen“ 7 Tage hintereinander auf einem Ring. Eine weitere relativ kurzfristige Temperaturerhöhung, sowie eine Verminderung von Luftfeuchte und PAR wurde dokumentiert (BURKART, 1998). Da das Wachstum der Weizenbestände in den Zwischenstufen +80 und +160 und in den Varianten mit erhöhter O₃ – Begasung weniger durch das Aufstellen der „Tonnen“ beeinflusst wurde, muss im Vergleich der Datensätze mit den intensiv auf die Gaswechselcharakteristik hin untersuchten Extremvarianten (NF und +320) dieser zusätzliche Faktor berücksichtigt werden. Physiologische oder morphologische Reaktionen der Weizenpflanzen während der Bestandesgaswechseluntersuchungen wurden - mit Ausnahme einer durch eine zeitversetzte Pestizid / Düngungsbehandlung im Jahr 1996 verursachten kurzfristigen Anomalie im Wuchsverhalten (hier nicht weiter ausgewertet) allerdings nicht beobachtet.

Wirkung von Ozon und Trockenstress

Die von den Pflanzen aufgenommene Ozondosis ist neben der O₃ - Konzentration von der durch zahlreiche abiotische und biotische Faktoren beeinflussten stomatären Leitfähigkeit der Pflanzen abhängig. Eine Flussraten-Bestimmung der relevanten Gase wird von GRÜNHAGE *et al.* (1992) angemahnt, entsprechende Flux-Messungen stoßen allerdings auf technische Schwierigkeiten (DÄMMGEN *et al.*, 1996). Der Zusammenhang von gemessenen O₃ Dosen (z.B. AOT 40-Werten) und der individuellen Pflanzenreaktion ist in Hinblick auf die Festsetzung von Schwellenwerten (critical levels) umstritten (FUHRER *et al.*, 1997). Inwieweit die Klimaverhältnisse in den OTC (insbesondere die Windgeschwindigkeit!) also die tatsächlichen Freilandverhältnisse bei gleichen Ozonkonzentrationen widerspiegeln, ist unklar, zumal derartige Versuche auch meist bei optimaler Wasser- und Nährstoffversorgung durchgeführt wurden. Im vorliegenden Versuch wurden in den Topfversuchen im Vergleich zu den Beständen deutlich stärkere O₃ – Effekte auf die Biomasse/Ertragsbildung beobachtet, derartige Versuchsanordnungen bringen demnach eine zusätzliche Einschränkung der Aussagekraft. Es muss davon ausgegangen werden, dass die O₃ - Wirkung auf Nutzpflanzen überschätzt wird, zumal Kompensationsphänomene kurzfristige Schädigungen der photosynthetisch aktiven Blattfläche im hier dargestellten Versuch dokumentiert wurden.

Das Wurzelvolumen im vorliegenden Versuch war bis zu einer Tiefe von 40 cm begrenzt. Kompensationsmaßnahmen trockenstressgeschädigter Pflanzen im Sinne einer vermehrten Bildung von Wurzelbiomasse zur tieferen Durchdringung des Substrates sind bekannt und werden durch verstärkte Assimilatverlagerung Richtung Wurzelbiomasse hervorgerufen (LAMBERS *et al.*, 1995; GREGORY *et al.*, 1996). Die Trockenstressvarianten im vorliegenden Versuch sprachen im Topfversuch stärker auf die eingeschränkte Wasserzufuhr an als bei den Bestandesversuchen, eine eindeutige Reaktion im Sinne einer vermehrten Bildung der Wurzelbiomasse in tiefere Substratschichten wurde allerdings nicht beobachtet. Auch die Methodik zur Erreichung von Trockenstress hat einen Einfluss auf die Pflanzenreaktion: Soll man bei einer gewünschten Reduzierung der zur Verfügung stehenden

Wassermenge lieber jeweils die Hälfte an Gießwasser geben, nur jedes zweite Mal gießen oder eine definierte Bodensaugspannung durch entsprechend kleine Wassergaben aufrecht erhalten? Zu welchem Wuchsstadium soll eine Aufteilung von Kontroll- und Trockenstressplots erfolgen? Im vorliegenden Fall wurde erst im Schossen-Stadium eine getrennte Bewässerung durchgeführt. Die Versuchsergebnisse sind also nur als Annäherung an natürlich vorkommende Trockenstress-Verhältnisse aufzufassen.

Statistische Absicherung der Datensätze

Zur Absicherung von ermittelten Behandlungseffekten bedarf es einer entsprechenden Anwendung statistischer Verfahren. Im vorliegenden Versuch wurden zu jedem Messzeitpunkt verschieden viele Pflanzen geerntet oder Mischproben gebildet. Dabei wurde die Variabilität der Einzelwerte innerhalb einer Kammer oder eines Blockes aus zwei Kammerwiederholungen mittels der Varianzanalyse untersucht und auf Ebene der verschiedenen Behandlungen ausgewertet. Für die Darstellung von Behandlungseffekten ist allerdings die Bildung eines (Mittel-)wertes pro (Mini-)bestand, also pro Ring die wissenschaftlich legitimere Methode. Das war beim vorgeschriebenen Versuchsdesign mit nur einer Kammerwiederholung nicht möglich. Die nachträgliche Zusammenlegung beider Ozonvarianten zur Verbesserung der statistischen Grundlagen aufgrund des geringen oder nicht-nachweisbaren Effektes erhöhter O₃ – Konzentrationen auf verschiedene Parameter missachtet den Grundsatz der Gleichbehandlung von Wiederholungen. Entsprechende Datenzusammenfassungen wurden mit dem hier präsentierten Datenmaterial (z.B. für das Versuchsjahr 1995) durchgeführt, brachten aber nach Meinung des Autors keine grundlegende Verbesserung der Aussagekraft der gewonnenen Ergebnisse. Weitere Versuche zur behandelten Thematik sollten schon in der Konzeption dieses Problem berücksichtigen. Bei eingeschränkten Kapazitäten wäre aus Sicht des Statistikers eine Fokussierung auf grundlegende und hier offen gebliebene Fragestellungen wünschenswert, z.B. das Weglassen von O₃ – Varianten, der CO₂ – Zwischenstufen oder von Bewässerungsvarianten. Dieses Vorgehen, also die Fokussierung auf Extremvarianten, ist weitgehend verbreitet, steht aber einer differenzierten Untersuchung von Problemstellungen entgegen.

Die hier präsentierten Ergebnisse sind demnach statistisch nur unzureichend abgesichert, geben aber wertvolle Hinweise auf die möglichen Auswirkungen der prognostizierten Klimaänderung bei verschiedenen Umweltbedingungen auf Sommerweizen.

5 Zusammenfassung

Die Konzentration einiger atmosphärischer Spurengase wird durch die menschlichen Aktivitäten in den nächsten Jahrzehnten weiter steigen. Besonders das auch treibhauswirksame Kohlendioxid (CO₂) und die Leitkomponente für den so genannten Sommersmog, Ozon (O₃), haben direkte und indirekte Auswirkungen auf die Vegetation. Die prognostizierte Klimaveränderung beinhaltet neben einer allgemeinen Erwärmung auch das verstärkte Auftreten von Klimaextremen, wie z.B. Dürren. Die vorliegende Arbeit hatte das Ziel, die Reaktion der weltweit wichtigsten Nutzpflanze, Weizen, auf die veränderten Klimabedingungen zu untersuchen. Schwerpunkt der Untersuchungen sollten die Auswirkungen der Spurengase CO₂ und O₃ sowie Trockenstress auf die Quellen- Senken-Verhältnisse sein. Dazu wurden Wachstums- und Ertragsanalysen durchgeführt, sowie der Kohlenhydratmetabolismus mit besonderer Berücksichtigung der Halmreserven untersucht.

Im Rahmen des European Stress Physiology and Climate Experiments (ESPACE) wurde in den Jahren 1994 – 96 Sommerweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) in jeweils 12 Open-Top-Kammern (OTC) angezogen. Die Kultivierung erfolgte in Töpfen, sowie in den Jahren 1995 und 1996 zusätzlich in 0,785 m² großen Minibeständen. Vier CO₂ – Konzentrationen (Außenkonzentration, +80 ppm, +160 ppm, +320 ppm) und zwei O₃- Konzentrationen (Außenluft und +1,5 – 2,0 * Außenkonzentration) wurden verwendet. Jeweils die niedrigste und höchste CO₂ – Konzentration (sowie die Variante +160 ppm im Jahr 1996 unter Wegfall der +80 ppm CO₂ -Stufe) wurde mit der O₃-Zudosierung kombiniert. Zur Erzeugung von Trockenstress wurden nach Abschluss der Bestockungsphase jeweils die Hälfte der Plots ausreichend oder eingeschränkt bewässert. In den Jahren 1995 und 96 wurden zur Anthese bei einem Teil der Pflanzen die Quellenstärken (QM: Schattierung oder teilw. Blattentfernung) und Senkenstärken (SM: Entfernung von Teilen der Ähre) manipuliert.

Zur Analyse des Wachstumsverlaufs wurden neben den Wuchsstadien regelmäßig die Parameter Pflanzenhöhe, Blatterscheinungsrate, Blattzahl, Halmzahl, Ährenzahl und Blattfläche bestimmt sowie Bonituren der Blattseneszenz und Chlorophyllbestimmungen durchgeführt. Destruktive Ernten zu den Stadien Schossen, Anthese und Kornreife dienten der Ermittlung von Biomassen- und Ertragsparametern. Die wasserlöslichen Kohlenhydrate (WSC) wurden mit einer selbst entwickelten HPLC-Methodik in allen Pflanzenteilen (vorrangig Blatt und Halm) im gesamten Ontogenieverlauf (vorrangig während der Kornfüllung) untersucht. Die Probenaufbereitung erfolgte durch Mehrfachextraktion wässriger Aufschlüsse, Festphasenextraktion mit C18-Material und anschließender Einengung. Die resuspendierten Aufschlüsse wurden an einer mit Deashingkartuschen bestückten „Zuckersäule“ (HPX-87P, Fa. BIORAD) refraktometrisch vermessen.

Die diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen wurde an vier Terminen an getopften OTC-Pflanzen untersucht. Zusätzlich wurden im Jahr 1997 in OTC angezogene Topfpflanzen in Continuous Stirred Tank Reactors (CSTR) verbracht und die diurnale Rhythmik der Blatt-WSC nach kontrollierter Variation der Klimavariablen Temperatur, Licht und CO₂-Konzentration bestimmt. Die auf morphologischer und physiologischer Ebene gewonnenen Untersuchungsergebnisse sind geeignet, um Aufbau und Nutzung von Quellen und Senken unter den verschiedenen Klimabedingungen zu interpretieren. So wurden durch mathematische Verfahren die Senkenausnutzung und der Beitrag der Halmreserven an der Kornfüllung bestimmt.

Ein eindeutiger Einfluss der Behandlungen auf den Ontogenieverlauf konnte erst in der generativen Phase, also ab der Anthese, zweifelsfrei festgestellt werden. So wurde durch die CO₂ – Anreicherung die Blatterscheinungsrate nicht erhöht, im weiteren Ontogenieverlauf kam es

allerdings zu einer Beschleunigung der Parameter Blattsenezenz, Chlorophyllabbau und Kornfüllung. Das Phyllochronintervall (Beziehung zwischen Blattzahl und Temperatursumme) wurde durch die Behandlungen (CO_2 , O_3 und TS) nicht eindeutig beeinflusst und betrug im Mittel aller Behandlungen und der drei Versuchsjahre $81,3^\circ \text{C pro Blatt}$. Trockenstress hatte schon zur Anthese einen negativen Einfluss auf die Blattsenezenz, der durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen gemildert werden konnte. Den zeitlichen Ablauf der Wachstumsphasen konnte die O_3 -Anreicherung nicht beeinflussen, allerdings kam es bei hoher O_3 -Belastung im Schossenstadium im Jahr 1996 zu einer beschleunigten Blattalterung, die durch eine verstärkte Nachbestockung kompensiert wurde.

Erhöhte CO_2 -Konzentrationen wirkten in allen Versuchsjahren insbesondere in Bezug auf die Halmfraktion steigend auf die Biomasse und den Ertrag. In der höchsten CO_2 -Stufe (+320 ppm) wurden im Mittel aller drei Versuchsjahre zur Ernte im Vergleich zur Kontrolle um +21% höhere Biomassen und um +23 % höhere Kornerträge gefunden. Erhöhte O_3 -Konzentrationen wirkten sich bei getopften Pflanzen zu allen Wuchsstadien negativ auf die Biomasse- und Ertragsbildung aus. Die Minibestände zeigten 1995 (O_3 -Faktor 1,5) keine eindeutigen Wirkungen auf die Biomasseentwicklung. Im Jahr 1996 (O_3 -Faktor 2,0) kam es in frühen Entwicklungsstadien unter O_3 -Anreicherung zu verringerten Biomassen. In Kombination mit erhöhten CO_2 -Konzentrationen hingegen wurden im Versuchsjahr 1996 zur Ernte Steigerungen der Biomasse und der Erträge festgestellt. Trockenstress reduzierte Biomassen und Erträge (1994: -42%, 1995: -12%, 1996: -24%) aufgrund der Verringerung der Ährenzahlen deutlich, erhöhte CO_2 -Konzentrationen konnten diesem Trend entgegenwirken.

Die WSC zeigten eine diurnale Rhythmik im Blattgewebe und z.T. im Halmgewebe. Während im Blattgewebe Saccharose dominiert und bis zur Abenddämmerung akkumuliert, sind im Halmgewebe die Fruktane die vorherrschende WSC-Fraktion. Bei hohen Temperaturen ist die WSC-Akkumulation im Blatt geringer. Erhöhte CO_2 -Konzentrationen führten in den Bestandesversuchen zu geringfügig erhöhten WSC-Akkumulationen, getopfte Pflanzen reagierten stärker auf die CO_2 -Anreicherung. Unter Trockenstress wurden teilweise erhöhte Anteile niedermolekularer Zucker gefunden. Die QM hatte verringerte Erträge und schnelleren Abbau der Halmreserven zur Folge, während die SM zu einer verstärkten Akkumulation von Assimilaten im Halm und maximierten individuellen Korngewichten führte.

Die Versuchsergebnisse führten zu folgenden Schlussfolgerungen:

- Es kommt auch bei einer CO_2 -Verdopplung allenfalls bei kurzfristigen Extremsituationen zu einer Feedback-Hemmung der Photosynthese durch hohe WSC-Konzentrationen im photosynthetisch aktiven Gewebe von Weizen.
- Eine mangelnde Senkenstärke kann nur eine Teilkomponente für die relativ geringe Ertragssteigerung durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen sein.
- O_3 -induzierte Blattschäden in frühen Wuchsstadien können bei mäßiger O_3 -Belastung durch verstärkte Nachbestockung ohne Ertragseinbuße kompensiert werden.
- Erhöhte O_3 -Konzentrationen können unter geeigneten Randbedingungen den positiven CO_2 -Effekt auf die Ertragsbildung steigern.
- Erhöhte CO_2 -Konzentrationen können den negativen Einfluss von Trockenstress kompensieren, den Halmreserven kommt bei während Blüte und Kornfüllung wirkender Dürre eine stärkere Bedeutung zu.

6 Literaturverzeichnis

- ALBRECHT, G., BIEMELT, S. UND BAUMGARTNER, S. (1997) Accumulation of fructans following oxygen deficiency stress in related plant species with different flooding tolerances. *New Phytol.* 136: 137-144.
- ALBRECHT, G., KAMMERER, S., PRAZNIK, W. UND WIEDENROTH, E.M. (1993) Fructan content of wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) under hypoxia and following re-aeration. *New Phytol.* 123: 471-476.
- ALLEN, L.H. (1990) Plant response to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants. *J. Env. Qual.* 19: 15-34.
- ALSCHER, R.G. UND AMTHOR, J.S. (1988) The physiology of free-radical scavenging: maintenance of repair processes. In: SCHULTE-HOSTEDDE, S., DARRALL, N.M., BLANK, L.W. UND WELLBURN, A.R. (Hrsg.) *Air pollution and plant metabolism*. Elsevier Applied Science, London and New York. 94-115.
- AMMERLAAN, F.H.M. UND VISSER, A.J.L.D. (1993) Effects of CO₂ enrichment on photosynthesis and carbohydrate utilisation: consequences for regrowth of *Lolium perenne*. In: GEIJN, S.C.V., GOUDRIAAN, J. UND BERENDSE, F. (Hrsg.) *Climate change: crops and terrestrial ecosystems*. Agrobiologische Thema's 9. CABO-DLE, Wageningen. 1-22.
- ARP, W.J. (1991) Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* 14: 869-875.
- AUSTIN, R.B., EDRICH, J.A., FORD, M.A. UND BLACKWELL, R.D. (1977) The fate of the dry matter, carbohydrates and ¹⁴C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Ann. Bot.* 41: 1309-1321.
- BALAGUER, L., BARNES, J.D., PANICUCCI, A. UND BORLAND, A.M. (1995) Production and utilization of assimilates in wheat (*Triticum aestivum* L) leaves exposed to elevated O₃ and/or CO₂. *New Phytol.* 129: 557-568.
- BANCAL, P. UND GAUDILLERE, J.P. (1989) Oligofructan separation and quantification by high performance liquid chromatography. Application to *Asparagus officinalis* and *Triticum aestivum*. *Plant Physiology and Biochemistry* 27: 745-750.
- BANCAL, P., GIBEAUT, D.M. UND CARPITA, N.C. (1993) Analytical methods for the determination of fructan structure and biosynthesis. In: SUZUKI, M. UND CHATTERTON, N.J. (Hrsg.) *Science and technology of fructans*. CRC Press Inc. Boca Raton. 83-118.
- BANCAL, P., HENSON, C.A., GAUDILLERE, J.P. UND CARPITA, N.C. (1991) Fructan chemical structure and sensitivity to an exohydrolase. *Carbohydrate Research*. 217: 137-151.
- BANCAL, P. UND TRIBOI, E. (1993) Temperature effect on fructan oligomer contents and fructan-related enzyme activities in stems of wheat (*Triticum aestivum* L.) during grain filling. *New Phytol.* 123: 242-253.
- BARNES, J.D., OLLERENSHAW, J.H. UND WHITFIELD, C.P. (1995) Effects of elevated CO₂ and/or O₃ on growth, development and physiology of wheat (*Triticum aestivum* L). *Glob. Change Biol.* 1: 129-142.
- BATTEN, G.D., BLAKENEY, A.B., MCGRATH, V.B. UND CIAVARELLA, S. (1993) Non-structural carbohydrate: Analysis by near infrared reflectance spectroscopy and its importance as an indicator of plant growth. *Plant and Soil* 155/156: 243-246.
- BATTS, G.R., ELLIS, R.H., MORISON, J.I.L. UND HADLEY, P. (1998a) Canopy development and tillering of field-grown crops of two contrasting cultivars of winter wheat (*Triticum aestivum*) in response to CO₂ and temperature. *ANN. APPL. BIOL.* 133: 101-109.

- BATTS, G.R., ELLIS, R.H., MORISON, J.I.L., NKEMKA, P.N., GREGORY, P.J. UND HADLEY, P. (1998b) Yield and partitioning in crops of contrasting cultivars of winter wheat in response to CO₂ and temperature in field studies using temperature gradient tunnels. *J. Agr. Sci.* 130: 17-27.
- BATTS, G.R., MORISON, J.I.L., ELLIS, R.H., HADLEY, P. UND WHEELER, TR. (1997) Effects of CO₂ and temperature on growth and yield of crops of winter wheat over four seasons. *Eur. J. Agron.* 7: 43-52.
- BENDER, J., HERTSTEIN, U. UND BLACK, C.R. (1999) Growth and yield responses of spring wheat to increasing carbon dioxide, ozone and physiological stresses: a statistical analysis of 'ESPACE-wheat' results. *Eur. J. Agron.* 10: 185-190.
- BENDER, J., HERTSTEIN, U., FANGMEIER, A., VAN OIJEN, M., WEIGEL, H.J. UND JÄGER, H.J. (1998) The impact of climate change on yield of wheat in europe: results of the european stress physiology and climate experiment (ESPACE-wheat). *J. Appl. Bot.-Angew Bot.* 72: 37-42.
- BENTON, J., FUHRER, J., SKARBY, L. UND SANDERS, G. (1995) Results from the UN/ECE ICP-crops indicate the extent of exceedance of the critical levels of ozone in europe. *Water Air Soil Poll.* 85: 1473-1478.
- BIDINGER, F., MUSGRAVE, R.B. UND FISCHER, R.A. (1977) Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature* 270: 431-433.
- BIOLOGISCHE BUNDESANSTALT (1979) Entwicklungsstadien bei Getreide -außer Mais-. Merkblatt 17/1
- BONNETT, G.D. UND INCOLL, L.D. (1992) Effects on the Stem of Winter Barley of Manipulating the Source and Sink during Grain-filling II. Changes in the composition of water-soluble carbohydrates. *J. Exp. Bot.* 44: 83-91.
- BOONE, M.Y.L., RICKMAN, R.W. UND WHISLER, F.D. (1990) Leaf appearance rates of two winter wheat cultivars under high carbon dioxide conditions. *Agronomy Journal* 8: 718-724.
- BORLAND, A.M. UND FARRAR, J.F. (1985) Diel patterns of carbohydrate metabolism in leaf blades and leaf sheaths of *Poa annua* L. and *Poa *jemtlandica* (Almq.) Richt. *New Phytol.* 100: 519-531.
- BOWES, G. (1993) Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 309-332.
- BOWES, G., VU, J.C.V., HUSSAIN, M.W., PENNANEN, A.H. UND ALLEN, L.H. (1996) An overview of how rubisco and carbohydrate metabolism may be regulated at elevated atmospheric [CO₂] and temperature. *Agr. Food Sci. Finland* 5: 261-270.
- BROCKLEHURST, P.A. (1977) Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 266: 348-349.
- BUNCE, J.A. (1992) Light, temperature and nutrients as factors in photosynthetic adjustment to an elevated concentration of carbon dioxide. *Physiol. Plant.* 86: 173-179.
- BURD, J.D., WEBSTER, J.A., PUTERKA, G.J., HOXIE, R.P. UND WELLSO, S.G. (1996) Effect of russian wheat aphid on constituent nonstructural carbohydrate content in wheat seedlings. *Southwest Entomologist* 21: 167-172.
- BURKART, S. (1998) Entwicklung eines Systems zur Messung des photosynthetischen Gasaustausches von Pflanzenbeständen und seine Anwendung zur Untersuchung des Einflusses erhöhter atmosphärischer Kohlendioxid-Konzentrationen und weiterer Wachstumsfaktoren auf Sommerweizen. *LANDBAUFORSCHUNG VÖLKENRODE* (Hrsg.) Sonderheft 184. Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft, Braunschweig.
- CAIRNS, A.J. UND POLLOCK, C.J. (1988) Fructan biosynthesis in excised leaves of *Lolium temulentum* L. I. Chromatographic characterization of oligofructans and their labelling patterns following ¹⁴CO₂ feeding. *New Phytol.* 109: 399-405.

- CAIRNS, A.J., WINTERS, A., POLLOCK, C.J., NELSON, C.J., SCHNYDER, H. UND ALLARD, G. (1991) Fructan metabolism in leaves of temperate grasses. In: BONNEMAIN, J.L., DELROT, S., LUCAS, W.J. UND DAINITY, J. (Hrsg.) Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation. Ouest Editions, Nantes. 33-40.
- CHAPLIN, M.F. UND KENNEDY, J.F. (Hrsg.) (1986) Carbohydrate analysis: a practical approach. IRL Press Limited, Oxford.
- CONROY, J.P. (1992) Influence of elevated atmospheric CO₂ concentrations on plant nutrition. Aust. J. Bot. 40: 445-456.
- CONROY, J.P., SENEWEERA, S., BASRA, A.S., ROGERS, G. UND NISSEN-WOOLLER, B. (1994) Influence of rising atmospheric CO₂ concentrations and temperature on growth, yield and grain quality of cereal crops. Aust. J. Plant Physiol. 21: 741-758.
- COOLEY, D.R. UND MANNING, W.J. (1987) The impact of ozone on assimilate partitioning in plants: a review. Environ. Pollut. 47: 95-113.
- CRAIGON, J., BLACK, C.R., ATHERTON, J., COLLS, J., MULHOLLAND, B.J. UND BUTCHER, D. (1995) Report of the ESPACE-Wheat experiments 1994 at Nottingham, UK. In: HERTSTEIN, U. UND JÄGER, H.J. (Hrsg.) ESPACE-Wheat. European Stress Physiology and Climate Experiment - Project 1: Wheat. Progress Report January 1994 - December 1994. Commission of the European Union, Brüssel. 23-36.
- CRAWFORD, R.M.M. (1992) Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. In: BEGON, M. UND FITTER, A.H. (Hrsg.) Advances in ecological research. Academic Press, London. 93-185.
- CURE, J.D. UND ACOCK, B. (1986) Crop responses to carbon dioxide doubling: a literatur survey. Agr. Forest Meteorol. 38: 127-145.
- DAIE, J. (1996) Metabolic adjustments, assimilate partitioning, and alterations in source-sink relations in drought-stressed plants. In: ZAMSKI, E. UND SCHAFFER, A.A. (Hrsg.) Photoassimilate distribution in plants and crops. Source-sink relationships. Marcel Dekker, New York. 407-420.
- DÄMMGEN, U., GRÜNHAGE, L., JÄGER, H.J. UND HAENEL, H.D. (1996) Model considerations for the use of passive sampling techniques to determine trace gas concentrations and flux densities. Water Air Soil Poll. 88: 21-37.
- DELGADO, E., MITCHELL, R.A.C, PARRY, M.A.J, DRISCOLL, S.P., MITCHELL, V.J. UND LAWLOR, D.W. (1994) Interacting effects of CO₂ concentration, temperature and nitrogen supply on the photosynthesis and composition of winter wheat leaves. Plant Cell Environ. 17: 1205-1213.
- DLG (1981) Weizen aktuell. DLG-Verlag, Frankfurt am Main.
- DRAKE, B.G., GONZALEZ-MELER, M.A. UND LONG, S.P. (1997) More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? Annu. Rev. Plant Physiol. 48: 609-639.
- DUBOIS, D., WINZELER, M. UND NÖSBERGER, J. (1990) Fructan accumulation and sucrose:sucrose fructosyltransferase activity in stems of spring wheat genotypes. Crop Sci. 30: 315-319.
- DUBOIS, M., GILLES, K.A., HAMILTON, J.K., REBERS, P.A. UND SMITH, F. (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chemistry. 28: 350-356.
- EVANS, L.T. UND WARDLAW, I.F. (1996) Wheat. In: ZAMSKI, E. UND SCHAFFER, A.A. (Hrsg.) Photoassimilate distribution in plants and crops. Source-sink relationships. Marcel Dekker, New York. 501-518.
- EWERT, F. UND PLEIJEL, H. (1999) Phenological development, leaf emergence, tillering and leaf area index, and duration of spring wheat across Europe in response to CO₂ and ozone. Eur. J. Agron. 10:

- FANGMEIER, A., GRÜTERS, U., HERTSTEIN, U., SANDHAGEHOFMANN, A., VERMEHREN, B. UND JAGER, H.J. (1996) Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat 1. Growth and yield. *Environ Pollut.* 91: 381-390.
- FARQUHAR, G.D. UND SHARKEY, T.D. (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 317-345.
- FARRAR, J.F. (1991) Starch turnover: its role in source-sink relations and a comparison with the role of sucrose. In: BONNEMAIN, J.L., DELROT, S., LUCAS, W.J. UND DAINITY, J. (Hrsg.) Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation. Ouest Editions, Nantes. 213-223.
- FARRAR, J.F. UND WILLIAMS, M.L. (1991) Commissioned review. The effect of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration. *Plant, Cell and Environment.* 14: 819-830.
- FERNANDEZ-BAYON, J., BARNES, J.D. UND OLLERENSHAW, J.H. (1993) Physiological effects of ozone on cultivars of watermelon (*Citrullus lanatus*) and muskmelon (*Cucumis melo*) widely grown in Spain. *Environ. Pollut.* 81: 199-206.
- FISCHBECK, G. (1993) Entwicklungsphasen in der Steigerung der Hektarerträge wichtiger Kulturpflanzen des Ackerlandes in der Bundesrepublik Deutschland 1955-1990. *Ber. Ldw.* 71: 567-579.
- FRANKE, W. (Hrsg.) (1989) Nutzpflanzenkunde. Nutzbare Gewächse der gemäßigten Breiten, Subtropen und Tropen. G. Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- FRENCH, A.D. (1989) Chemical and physical properties of fructans. *J. Plant Physiology.* 134: 125-136.
- FUHRER, J. (1994) Effects of ozone on managed pasture. 1. Effects of open- top chambers on microclimate, ozone flux, and plant growth. *Environ. Pollut.* 86: 297-305.
- FUHRER, J., LEHNHERR, B. UND STADELMANN, F.X. (1989) Schriftenreihe der FAC Liebefeld, Heft Nr. 3: Luftverschmutzung und landwirtschaftliche Kulturpflanzen in der Schweiz. FAC, Liebefeld, Schweiz.
- FUHRER, J., SKARBY, L. UND ASHMORE, M.R. (1997) Critical levels for ozone effects on vegetation in europe. *Environ. Pollut.* 97: 91-106.
- GARCIA, R.L., LONG, S.P., WALL, G.W., OSBORNE, C.P., KIMBALL, B.A., NIE, G.Y., PINTER, P.J., LAMORTE, R.L. UND WECHSUNG, F. (1998) Photosynthesis and conductance of spring-wheat leaves: field response to continuous free-air atmospheric CO₂ enrichment. *Plant Cell Environ.* 21: 659-669.
- GAUNT, R.E. UND WRIGHT, A.C. (1992) Disease-yield relationship in barley. II. Contribution of stored stem reserves to grain filling. *Plant Pathology.* 41: 688-701.
- GEBBING, T., SCHNYDER, H. UND KÜHBAUCH, W. (1999) The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. Assessment by steady-state (CO₂)-C-13/(CO₂)-C-12 labelling. *Plant Cell Environ.* 22: 851-858.
- GEIGER, D.R. UND FONDY, B.R. (1991) Regulation of carbon allocation and partitioning: status and research agenda. In: BONNEMAIN, J.L., DELROT, S., LUCAS, W.J. UND DAINITY, J. (Hrsg.) Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation. Ouest Editions, Nantes. 1-9.
- GEISLER, G. (1983) Ertragsphysiologie von Kultursorten des gemäßigten Klimas. Parey, Berlin, Hamburg.
- GELANG, J., PLEIJEL, H., SILD, E., DANIELSSON, H., YOUNIS, S. UND SELLDEN, G. (2000) Rate and duration of grain filling in relation to flag leaf senescence and grain yield in spring wheat (*Triticum aestivum*) exposed to different concentrations of ozone. *Physiol. Plant.* 110: 366-375.

- GRASHOFF, C. UND DANTUONO, L.F. (1997) Effect of shading and nitrogen application on yield, grain size distribution and concentrations of nitrogen and water soluble carbohydrates in malting spring barley (*hordeum vulgare* L.). Eur. J. Agron. 6: 275-293.
- GREGORY, P.J. (1994) Resource capture by root networks. In: MORITEITH, J.L., SCOTT, R.K. UND UNSWORTH, M.H. (Hrsg.) Resource capture by crops. Nottingham University Press, Nottingham, UK. 77-97.
- GREGORY, P.J., PALTA, J.A. UND BATTS, G.R. (1996) Root systems and root:mass ratio - carbon allocation under current and projected atmospheric conditions in arable crops. Plant Soil. 187: 221-228.
- GROTEHUIS, T.P. UND BUGBEE, B. (1997) Super-optimal CO₂ reduces seed yield but not vegetative growth in wheat. Crop Sci. 37: 1215-1222.
- GRÜNHAGE, L., HERM, K., HANEWALD, K. UND JÄGER, H.J. HESSISCHE LANDESANSTALT FÜR UMWELT (Hrsg.) (1992) Auswirkungen von Ozon auf Pflanzen - Bewertung hessischer Ozonprofile. Hessische Landesanstalt für Umwelt, Heft Nr.143, Wiesbaden.
- HAMADA, A.M. (1996) Effect of NaCl, water stress or both on gas exchange and growth of wheat. Biol Plant. 38: 405-412.
- HEAGLE, A.S., BODY, D.E. UND HECK, W.W. (1973) An open-top field chamber to assess the impact of air pollution on plants. J. Env. Qual. 2: 365-368.
- HECK, W.W., PHILBECK, R.B. UND DUNNING, J.A. (1978) A continuous stirred tank reactor (CSTR) system for exposing plants to gaseous air contaminants. Principles, specifications, construction, and operation. Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture, New Orleans.
- HECK, W.W., TAYLOR, O.C. UND TINGEY, D.T. (Hrsg.) (1988) Assessment of crop loss from air pollutants. Elsevier Applied Science, London, New York.
- HEINZE, B. UND PRAZNIK, W. (1991) Separation and purification of inulin oligomers and polymers by reversed-phase High-Performance Liquid Chromatography. Journal of Applied Polymer Science: Applied Polymer Symposium. 48: 207-225.
- HENDRIX, D.L. UND GRANGE, R.I. (1991) Carbon partitioning and export from mature cotton leaves. Plant Physiol. 95: 228-233.
- HENDRIX, D.L. UND PEELEN, K.K. (1987) Artefacts in the analysis of plant tissues for soluble carbohydrates. Crop Science. 27: 710-715.
- HENDRY, G.A.F. (1993) Evolutionary origins and natural functions of fructans - a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. New Phytol. 123: 3-14.
- HERTSTEIN, U., FANGMEIER, A. UND JÄGER, H.J. (1996) ESPACE-wheat (European stress physiology and climate experiment-project 1: wheat): objectives, general approach, and first results. J. Appl. Bot.-Angew Bot. 70: 172-180.
- HERTSTEIN, U., GRÜNHAGE, L. UND JÄGER, H.J. (1995) Assessment of past, present, and future impacts of ozone and carbon dioxide on crop yields. Atmos. Environ. 29: 2031-2039.
- HERTSTEIN, U. UND JÄGER, H.J. (Hrsg.) (1997) ESPACE - wheat final report. Commission of the European Union, Brüssel.
- HO, L.C. UND GIFFORD, R.M. (1984) Accumulation and conversion of sugars by developing wheat grains. J. Exp. Bot. 35: 58-73.
- HOCKING, P.J. UND MEYER, C.P. (1991) Carbon dioxide enrichment decreases critical nitrate and nitrogen concentrations in wheat. J. Plant Nutr. 14: 571-584.
- HOUGHTON, J.J., MEIRO FILHO, L.G., CALLANDER, B.A., HARRIS, N., KATTENBERG, A. UND MASKELL, K. (Hrsg.) (1996a) Climate Change 1995: The science of climate change contribution of working group I to the second assessment report of the Intergovernmental Panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge.

- HÖKE, D. (1995) Untersuchungen zu Wechselwirkungen von erhöhter CO₂-Konzentration und Wasserstress auf Wachstum und Wasserhaushalt von Sommerweizen (*Triticum aestivum* L.). Botanisches Institut, TU Braunschweig.
- HUANG, B.R. UND JOHNSON, J.W. (1995) Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia. *Ann. Bot.* 75: 427-432.
- HUNSAKER, D.J., KIMBALL, B.A., PINTER, P.J., LAMORTE, R.L. UND WALL, G.W. (1996) Carbon dioxide enrichment and irrigation effects on wheat evapotranspiration and water use efficiency. *Trans. ASAE.* 39: 1345-1355.
- IDSO, K.E. UND IDSO, S.B. (1994) Plant Responses to Atmospheric CO₂ Enrichment in the Face of Environmental Constraints - A Review of the Past 10 Years Research. *Agr. Forest Meteorol.* 69: 153-203.
- JÄGER, H.J., BENDER, J. UND WEIGEL, H.J. (1989) Stand der Diskussion über Richtwerte für Schadstoffkonzentrationen in der Luft. *Angew. Botanik* 63: 559-575.
- JONES, M.S. UND CURTIS, P.S. (Hrsg.) (1999) Bibliography on CO₂ Effects on Vegetation and Ecosystems: 1990-1999 Literature. Department of Botany, Duke University.
- JORDAN, D.B. UND OEGREN, W.L. (1984) The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase: dependence on ribulose-bisphosphate concentration, pH and temperature. *Planta* 161: 308-313.
- JUDEL, G.K. UND MENGEL, K. (1982) Effect of shading on nonstructural carbohydrates and their turnover in culms and leaves during the grain filling period of spring wheat. *Crop Science.* 22: 958-962.
- KACHOLIA, K. UND RECK, R.A. (1997) Comparison of global climate change simulations for 2 x CO₂-induced warming - an intercomparison of 108 temperature change projections published between 1980 and 1995. *Climatic Change* 35: 53-69.
- KEREPESI, I., GALIBA, G. UND BANYAI, E. (1998) Osmotic and salt stresses induced differential alteration in water-soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *J. Agr. Food Chem.* 46: 5347-5354.
- KEREPESI, I., TOTH, M. UND BOROSS, L. (1996) Water-soluble carbohydrates in dried plant. *J. Agr. Food Chem.* 44: 3235-3239.
- KIMBALL, B.A., PINTER, P.J., GARCIA, R.L., LAMORTE, R.L., WALL, G.W., HUNSAKER, D.J., WECHSUNG, G., WECHSUNG, F. UND KARTSCHALL, T. (1995) Productivity and water use of wheat under free-air CO₂ enrichment. *Glob. Change Biol.* 1: 429-442.
- KLEIN, H. UND LEUBOLDT, R. (1993) Ion-exchange high-performance liquid chromatography in the brewing industry. *Journal of Chromatography.* 640: 259-270.
- KOBZA, J. UND EDWARDS, G. (1987) Influence of leaf temperature on photosynthetic carbon metabolism in wheat. *Plant Physiol.* 83: 69-74.
- KOSSMANN, J., MÜLLER-RÖBER, B., RIESMEIER, J.W. UND WILLMITZER, L. (1996) Potential for modifying source-sink interactions through the genetic manipulation of carbohydrate metabolism. In: ZAMSKI, E. UND SCHAFFER, A.A. (Hrsg.) Photoassimilate distribution in plants and crops. Source-sink relationships. Marcel Dekker, 369-387.
- KÖNNEKER, G. (1989) Entwicklung eines Testsystems zur Überprüfung der Phytotoxizität von Gasen. Dissertation, Universität Braunschweig.
- KÖRNER, C. (2000) Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecol. Appl.* 10: 1590-1619.
- KÖRNER, C. UND BAZZAZ, F.A. (Hrsg.) (1996) Carbon dioxide, populations, and communities. Academic Press, San Diego.
- KRUPA, S.V. (1997) Global climate change: processes and products - an overview. *Environ. Monit. Assess.* 46: 73-88.

- KRUPA, S.V. UND KICKERT, R.N. (1993) The Greenhouse Effect - The Impacts of Carbon Dioxide (CO₂), Ultraviolet-B (UV-B) Radiation and Ozone (O₃) on Vegetation (Crops). *Vegetatio* 104: 223-238.
- KRUPA, S.V. UND MANNING, W.J. (1988) Atmospheric ozone: formation and effects on vegetation. *Environ. Pollut.* 50: 101-137.
- KÜBLER, E. (1994) Weizenanbau. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- KÜHBAUCH, W. UND THOME, U. (1989) Nonstructural carbohydrates of wheat stems as influenced by sink-source manipulations. *J. Plant Physiology.* 134: 243-250.
- LAMBERS, H., VANDENBOOGAARD, R., VENEKLAAS, E.J. UND VILLAR, R. (1995) Effects of global environmental change on carbon partitioning in vegetative plants of *Triticum aestivum* and closely related *Aegilops* species. *Glob. Change Biol.* 1: 397-406.
- LARCHER, W. (1994) Ökophysiologie der Pflanzen. Verlag Eugen Ulmer,
- LAWLOR, D.W. (1995) Photosynthesis, productivity and environment. *J. Exp. Bot.* 46: 1449-1461.
- LAWLOR, D.W. UND MITCHELL, R.A.C. (2000) Crop Ecosystem Responses to Climatic Change: Wheat. In: REDDY, K.R. UND HODGES, H.F. (Hrsg.) *Climate Change and Global Crop Productivity*. CAB International 2000, 57-80.
- LEE, Y.C. UND LEE, R.T. (1995) Carbohydrate-protein interactions: Basis of glycobiology. *Acc. Chem. Res.* 28: 321-327.
- LIVINGSTON III, D.P., KNIEVEL, D.P. UND GILDOW, F.E. (1994) Fructan synthesis in oat I. Oligomer accumulation during cold hardening and their in vitro synthesis in a crude enzyme extract. *New Phytol.* 127: 27-36.
- LONG, S.P., OSBORNE, C.P., NIE, G.Y., WEBBER, A., GARCIA, R.L. UND KIMBALL, B.A. An analysis of acclimation of leaf photosynthesis in spring wheat with free-air CO₂ enrichment. Second European FACE Meeting in Potsdam. (Abstract) Potsdam Institute for Climate Impact Research.
- MA, Y.Z., MACKOWN, C.T. UND VAN SANFORD, D.A. (1990) Sink manipulation in wheat: Compensatory changes in kernel size. *Crop Science.* 30: 1099-1105.
- MA, Y.Z., MACKOWN, C.T. UND VANSANFORD, D.A. (1996) Differential effects of partial spikelet removal and defoliation on kernel growth and assimilate partitioning among wheat cultivars. *Field Crop Res.* 47: 201-209.
- MANDERSCHIED, R. UND WEIGEL, H.J. (1995) Do increasing atmospheric CO₂ concentrations contribute to yield increases of German crops? *J. Agron. Crop Sci.* 175: 73-82.
- MANDERSCHIED, R. UND WEIGEL, H.J. (1997) Photosynthetic and growth responses of old and modern spring wheat cultivars to atmospheric CO₂ enrichment. *Agr. Ecosyst. Environ.* 64: 65-73.
- MANDL, R.H., WEINSTEIN, L.H., MCCUNE, D.C. UND KEVENY, M. (1973) A cylindrical open-top chamber for the exposure of plants to air pollutants in the field. *J. Env. Qual.* 2: 371-376.
- MARKWELL, J., OSTERMAN, J.C. UND MITCHELL, J.L. (1995) Technical communication. Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynth. Res.* 46: 467-472.
- MAYEUX, H.S., JOHNSON, H.B., POLLEY, H.W. UND MALONE, S.R. (1997) Yield of wheat across a subambient carbon dioxide gradient. *Glob. Change Biol.* 3: 269-278.
- MCCLEARY, B.V. UND BLAKENEY, A.B. (1999) Measurement of inulin and oligofructan. *Cereal Food World.* 44: 398-455
- MCGRATH, V.B., BLAKENEY, A.B. UND BATTEN, G.D. (1997) Fructan to nitrogen ratio as an indicator of nutrient stress in wheat crops. *New Phytol.* 136: 145-152.

- MCKEE, I.F., BULLIMORE, J.F. UND LONG, S.P. (1997a) Will elevated CO₂ concentrations protect the yield of wheat from O₃ damage? *Plant Cell Environ.* 20: 77-84.
- MCKEE, I.F., EIBLMEIER, M. UND POLLE, A. (1997b) Enhanced ozone-tolerance in wheat grown at an elevated CO₂ concentration: ozone exclusion and detoxification. *New Phytol.* 137: 275-284.
- MCKEE, I.F. UND WOODWARD, F.I. (1994a) CO₂ enrichment responses of wheat: Interactions with temperature, nitrate and phosphate. *New Phytol.* 127: 447-453.
- MCKEE, I.F. UND WOODWARD, F.I. (1994b) The effect of growth at elevated CO₂ concentrations on photosynthesis in wheat. *Plant Cell Environ.* 17: 853-859.
- MCMASTER, G.S., LECAIN, D.R., MORGAN, J.A., AIGUO, L. UND HENDRIX, D.L. (1999) Elevated CO₂ increases wheat CER, leaf and tiller development, and shoot and root growth. *J. Agron. Crop Sci.* 183: 119-128.
- MEJER, G.J., SPECKMANN, H., PAUL, W., WEIGEL, H.J. UND JÄGER, H.J. (1989) Zur Ökotoxikologie von Luftschadstoffen. 3. Erfassung und Verarbeitung von Schadstoff- und Klimameßdaten einer Pflanzenbegasungsanlage aus open-top Kammern. *Landbauforschung Völkenrode* 39 (3): 141-150.
- MEYER, U., KÖLLNER, B., WILLENBRINK, J. UND KRAUSE, G.H.M. (1997) Physiological changes on agricultural crops induced by different ambient ozone exposure regimes .1. effects on photosynthesis and assimilate allocation in spring wheat. *New Phytol.* 136: 645-652.
- MEYER, U., KÖLLNER, B., WILLENBRINK, J. UND KRAUSE, G.H.M. (2000) Effects of different ozone exposure regimes on photosynthesis, assimilates and thousand grain weight in spring wheat. *Agr. Ecosyst. Environ.* 78: 49-55.
- MEYER, V.R. (1992) Praxis der Hochleistungs-Flüssigchromatographie. Salle & Sauerländer, Frankfurt & Aarau.
- MICHAEL, G. (1984) Über die Mitwirkung von Phytohormonen an der Regulation der Speicherungsprozesse im Getreidekorn. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 97: 151-165.
- MILLER, A., TSAI, C.H., HEMPHILL, D., ENDRES, M., RODERMEL, S. UND SPALDING, M. (1997) Elevated CO₂ effects during leaf ontogeny - a new perspective on acclimation. *Plant Physiol.* 115: 1195-1200.
- MITCHELL, R. UND THEOBALD, J.C. (1997) ESPACE-Wheat: Final report on Research at IACR Rothamsted, UK. In: HERTSTEIN, U. UND JÄGER, H.J. (Hrsg.) ESPACE-Wheat. European Stress Physiology And Climate Experiment - Project 1: Wheat CEC-Contract No. EV5V-CT93-0301. Commission of the European Union, Brüssel.
- MITCHELL, R.A.C., GIBBARD, C.L., MITCHELL, V.J. UND LAWLOR, D.W. (1996) Effects of shading in different developmental phases on biomass and grain yield of winter wheat at ambient and elevated CO₂. *Plant Cell Environ.* 19: 615-621.
- MITRA, S., BHARDWAJ, S.N. UND SRIVASTAVA, G.C. (1993) Source and sink relationship. In: ABROL, Y.P., MOHANTY, P. UND GOVINDJEE (Hrsg.) Photosynthesis: Photoreactions to plant productivity. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 361-387.
- MONJE, O.A. UND BUGBEE, B. (1992) Inherent limitations of nondestructive chlorophyll meters: a comparison of two types of meters. *Hort Science* 27: 69-71.
- MORCUENDE, R., PEREZ, P., MARTINEZ-CARRASCO, R., DEL MOLINO, I.M. UND DE LA PUENTE, L. (1996) Long- and short-term effects of decreased sink demand on carbohydrate levels and photosynthesis in wheat leaves. *Plant Cell Environ.* 19: 1203-1209.
- MOYA, T.B., ZISKA, L.H., WELDON, C., QUILANG, J.E.P. UND JONES, P. (1997) Microclimate in open-top chambers: implications for predicting climate change effects on rice production. *Trans. ASAE.* 40: 739-747.

- MULHOLLAND, B.J., CRAIGON, J., BLACK, C.R., COLLS, J.J., ATHERTON, J. UND LANDON, G. (1997) Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the growth and yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L). J. Exp. Bot. 48: 113-122.
- MULHOLLAND, B.J., CRAIGON, J., BLACK, C.R., COLLS, J.J., ATHERTON, J. UND LANDON, G. (1998) Growth, light interception and yield responses of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under elevated CO₂ and O₃ in open-top chambers. Glob. Change Biol. 4: 121-130.
- NELSON, C.J. UND SPOLLEN, W.G. (1987) Fructans. Physiol. Plant. 71: 512-516.
- NIE, G.Y., HENDRIX, D.L., WEBBER, A.N., KIMBALL, B.A. UND LONG, S.P. (1995a) Increased accumulation of carbohydrates and decreased photosynthetic gene transcript levels in wheat grown at an elevated CO₂ concentration in the field. Plant Physiol. 108: 975-983.
- NIE, G.Y., LONG, S.P., GARCIA, R.L., KIMBALL, B.A., LAMORTE, R.L., PINTER, P.J., WALL, G.W. UND WEBBER, A.N. (1995b) Effects of free-air CO₂ enrichment on the development of the photosynthetic apparatus in wheat, as indicated by changes in leaf proteins. Plant Cell Environ. 18: 855-864.
- NORRIS, K.H., BARNES, R.F., MOORE, J.E. UND SHENK, J.S. (1976) Predicting forage quality by infrared reflectance spectroscopy. J. Anim. Sci. 43: 889-897.
- OBENAUF, S. (1995) Erste Untersuchungen zum Einfluss klimarelevanter Spurengase auf das Wurzelwachstum von Sommergetreide. In: Tagungsband des 5. Borkheider Seminars zur Ökophysiologie des Wurzelraums. Mikroökologische Prozesse im System Pflanze-Boden. W. Merbach, Stuttgart Leipzig. 69-73.
- OLDENBURG, E. UND LAWS, W. (1993) Zuckergehalte in Wintergerste und Mais 1. Mitteilung: Veränderungen im Verlauf der Vegetationsphase. Landbauforschung Völkenrode. 43: 53-59.
- OMMEN, O.E., BURKART, S., MANDERSCHIED, R., BENDER, J. UND WEIGEL, H.-J. (1996) Report of the ESPACE-wheat open-top chamber experiment 1995 at Braunschweig, FRG. In: HERTSTEIN, U. UND JÄGER, H.J. (Hrsg.) ESPACE-Wheat. European Stress Physiology And Climate Experiment - Project 1: Wheat Progress report January 1995 - December 1995. European Commission, Brüssel. 15-24.
- OMMEN, O.E., DONNELLY, A., VANHOUTVIN, S., VAN OIJEN, M. UND MANDERSCHIED, R. (1999) Chlorophyll contents in spring wheat grown under elevated CO₂ concentrations and other environmental stresses within the "ESPACE-wheat" project. European Journal of Agronomy 10: 197-203.
- OSBORNE, C.P., LAROCHE, J., GARCIA, R.L., KIMBALL, B.A., WALL, G.W., PINTER, P.J., LAMORTE, R.L., HENDREY, G.R. UND LONG, S.P. (1998) Does leaf position within a canopy affect acclimation of photosynthesis to elevated CO₂? analysis of a wheat crop under free-air CO₂ enrichment. Plant Physiol. 117: 1037-1045.
- PELTONEN-SAINIO, P., FORSMAN, K. UND POUTALA, T. (1997) Crop management effects on pre- and post-anthesis changes in leaf area index and leaf area duration and their contribution to grain yield and yield components in spring cereals. J. Agron. Crop Sci. 179: 47-61.
- PENSON, S.P. UND CAIRNS, A.J. (1994) Fructan biosynthesis in excised leaves of wheat (*Triticum aestivum* L): a comparison of de novo synthesis in vivo and in vitro. New Phytol. 128: 395-402.
- PLEIJEL, H., SKARBY, L., WALLIN, G. UND SELLDEN, G. (1995) A process-oriented explanation of the nonlinear relationship between grain yield wheat and ozone exposure. New Phytol. 131: 241-246.
- POLLOCK, C.J. UND CAIRNS, A.J. (1991) Fructan metabolism in grasses and cereals. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 44: 77-101.

- POLLOCK, C.J., CAIRNS, A.J., SIMS, I.M. UND HOUSLEY, T.L. (1996) Fructans as reserve carbohydrates in crop plants. In: ZAMSKI, E. UND SCHAFFER, A.A. (Hrsg.) Photoassimilate distribution in plants and crops. Source-sink interactions. Marcel Dekker, New York. 97-113.
- POLLOCK, C.J. UND CHATTERTON, N.J. (1988) Fructans. In: PREISS, J. (Hrsg.) The Biochemistry of plants. Academic Press, San Diego. 109-140.
- PORTER, J.R. (1984) A model of canopy development in winter wheat. *Journal Agricultural Sciences* 102: 383-392.
- PUCKRIDGE, D.W. (1969) Photosynthesis of wheat under field conditions. II. Effect of defoliation on the carbon dioxide uptake of the community. *Aust. J. Agr. Res.* 20: 623-624.
- RAWSON, H.M. (1992) Plant responses to temperature under conditions of elevated CO₂. *Aust. J. Bot.* 40: 473-490.
- REINING, E. (1994) Acclimation of C₃ photosynthesis to elevated CO₂: hypotheses and experimental evidence. *Photosynthetica* 30: 519-525.
- ROGERS, H.H., PRIOR, S.A., RUNION, G.B. UND MITCHELL, R.J. (1996) Root to shoot ratio of crops as influenced by CO₂. *Plant Soil* 187: 229-248.
- RUNECKLES, V.C. UND CHEVONE, B.I. (1992) Crop responses to ozone. In: LEFOHN, A.S. (Hrsg.) Surface level ozone exposure and their effects on vegetation. Lewis Publishers, Chelsea, USA. 189-270.
- SAGE, R.F. (1994) Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective. *Photosynth. Res.* 39: 351-368.
- SCHNYDER, H. (1993) The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling - a review. *New Phytol.* 123: 233-245.
- SCHNYDER, H., GILLENBERG, C. UND HINZ, J. (1989) Fructan contents and dry matter deposition in different tissues of the wheat grain during development. *Plant Cell Environ.* 16: 179-187.
- SCHNYDER, H., GNOSA, T., GEBBING, T. UND KÜHBAUCH, W. (1990) Does the stem of wheat contain diurnal reserve carbohydrate pools? *Proc. 1st Cong. of the European Society of Agronomy. European Society of Agronomy. Paris.*
- SHARMA-NATU, P., KHAN, F.A. UND GHILDIYAL, M.C. (1997) Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ in wheat cultivars. *Photosynthetica* 34: 537-543.
- SICHER, R.C. (1993) Assimilate partitioning within leaves of small grain cereals. In: ABROL, Y.P., MOHANTY, P. UND GOVINDJEE (Hrsg.) *Photosynthesis: photoreactions to plant productivity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht Boston London. 351-360.
- SICHER, R.C. UND BUNCE, J.A. (1997) Relationship of photosynthetic acclimation to changes of rubisco activity in field-grown winter wheat and barley during growth in elevated carbon dioxide. *Photosynth. Res.* 52: 27-38.
- SICHER, R.C. UND BUNCE, J.A. (1998) Evidence that premature senescence affects photosynthetic decline of wheat flag leaves during growth in elevated carbon dioxide. *Int. J. Plant Sci.* 159: 798-804.
- SIMMONS, S.R., CROOKSTON, R.K. UND KURLE, J.E. (1982) Growth of spring wheat kernels as influenced by reduced kernel number per spike and defoliation. *Crop Science* 22: 983-988.
- SIONIT, N., HELLMERS, H. UND STRAIN, B.R. (1980) Growth and yield of wheat under CO₂ enrichment and water stress conditions. *Crop Sci.* 20: 687-690.
- SLAFER, G.A. UND RAWSON, H.M. (1997) CO₂ effects on phasic development, leaf number and rate of leaf appearance in wheat. *Ann. Bot.* 79: 75-81.

- SMART, D.R., CHATTERTON, N.J. UND BUGBEE, B. (1994) The influence of elevated CO₂ on non-structural carbohydrate distribution and fructan accumulation in wheat canopies. *Plant, Cell and Environment* 17: 435-442.
- SNYDER, G.W., SAMMONS, D.J. UND SICHER, R.C. (1993) Spike removal effects on dry matter production, assimilate distribution and grain yields of three soft red winter wheat genotypes. *Field Crops Res.* 33: 1-11.
- SOJA, G. UND SOJA, A.M. (1995) Wheat as an ozone sensitive crop. *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.* 30: 59-70.
- SOMMERVILLE, M.C., SPRUILL, S.E., RAWLINGS, J.O. UND LESSER, V.M. (1998) Impact of ozone and sulfur dioxide on the yield of agricultural crops. *Technical Bulletin. North Carolina Agric. Research Service.*
- SOUICI, S.W., FACHMANN, W. UND KRAUT, H. (1986) Die Zusammensetzung der Lebensmittel. Nährwert-Tabellen 1986/87. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- STITT, M. (1991) Commissioned review: Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment.* 14: 741-762.
- STOY, V. (1965) Experimental reduction of leaf area or grain number. *Physiologia Plantarum Supplementum.* IV: 38-46.
- THOME, U. UND KÜHBAUCH, W. (1985) Change in the carbohydrate pattern in the cell content of wheat stems during grain-filling. *J. Agronomy & Crop Science* 155: 253-260.
- TOTTMAN, D.R. UND BROAD, H. (1987) The decimal code for the growth stages of cereals with illustrations. *Ann. Appl. Biol.* 110: 441-454.
- TUBA, Z., SZENTE, K. UND KOCH, J. (1994) Response of photosynthesis, stomatal conductance, water use efficiency and production to long-term elevated CO₂ in winter wheat. *J. Plant Physiol.* 144: 661-668.
- VAN BEL, A.J.E. (1992) Pathways and mechanisms of phloem loading. In: POLLOCK, C.J., FARRAR, J.F. UND GORDON, A.J. (Hrsg.) Carbon partitioning within and between organisms. Bios Scientific Publishers, Oxford. 53-70.
- VAN OIJEN, M., SCHAPENDONK, A.H.C.M., JANSEN, M.J.H, POT, C.S., VAN KLEEF, J. UND GOUDRIAAN, J. (1998) Effects of elevated CO₂ on development and morphology of spring wheat grown in cooled and non-cooled open-top chambers. *Australian Journal of Plant Physiology.* 25:
- VAN OOSTEN, J.-J. UND BESFORD, R.T. (1996) Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ through feedback regulation of gene expression: climate of opinion. *Photosynth. Res.* 48: 353-365.
- WAGNER, W., KELLER, F. UND WIEMKEN, A. (1983) Fructan metabolism in cereals: Induction in leaves and compartmentation in protoplasts and vacuoles. *Z. Pflanzenphysiologie.* 112: 359-372.
- WAGNER, W. UND WIEMKEN, A. (1987) Enzymology of fructan synthesis in grasses. *Plant Physiol.* 85: 706-710.
- WANG, Z.L., YIN, Y.P., HE, M.R. UND CAO, H.M. (1998) Source-sink manipulation effects on postanthesis photosynthesis and grain setting on spike in winter wheat. *Photosynthetica.* 35: 453-459.
- WARDLAW, I.F. (1990) Tansley Review No. 27. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116: 341-381.
- WEIGEL, H.J. UND DÄMMGEN, U. (2000) The Braunschweig Carbon Project : atmospheric flux monitoring and Free Air Carbon Dioxide Enrichment (FACE). *J. Appl. Bot.* 74:55-60
- WEIGEL, H.J. UND JÄGER, H.J. (1988) Zur Ökotoxikologie von Luftschadstoffen. II. Aufbau und Funktionsweise einer Expositionsanlage aus open-top Kammern zur

- Untersuchung von Immissionswirkungen auf Pflanzen. Landbauforschung Völkenrode 38 (3): 182-195.
- WEIGEL, H.J., MEJER, G.J. UND JÄGER, H.J. (1992) Impact of Climate Change on Agriculture - Open-Top Chambers as a Tool to Investigate Long-Term Effects of Elevated CO₂ Levels on Plants. *Angew. Botanik* 66: 135-142.
- WHEELER, T.R., BATTS, G.R., ELLIS, R.H., HADLEY, P. UND MORISON, J.I.L. (1996a) Growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum*) crops in response to CO₂ and temperature. *J. Agr. Sci.* 127: 37-48.
- WHEELER, T.R., HONG, T.D., ELLIS, R.H., BATTS, G.R., MORISON, J.I.L. UND HADLEY, P. (1996b) The duration and rate of grain growth, and harvest index, of wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to temperature and CO₂. *J. Exp. Bot.* 47: 623-630.
- WILLENBRINK, J., BONNETT, G.D., WILLENBRINK, S. UND WARDLAW, I.F. (1998) Changes of enzyme activities associated with the mobilization of carbohydrate reserves (fructans) from the stem of wheat during kernel filling. *New Phytol.* 139: 471-478.
- WILSON, R., CATALDO, A. UND ANDERSEN, C.P. (1995) Determination of total nonstructural carbohydrates in tree species by high-performance anion-exchange chromatography with pulsed amperometric detection. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 2022-2028.
- WOODWARD, F.I. (1987) Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature*. 327: 617-618.
- WRIGHT, D.P., BALDWIN, B.C., SHEPHARD, M.C. UND SCHOLLES, J.D. (1995) Source-sink relationships in wheat leaves infected with powdery mildew. 1. alterations in carbohydrate metabolism. *Physiol. Molec. Plant Pathol.* 47: 237-253.
- YEMM, E.W. UND WILLIS, A.J. (1954) The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem J.* 57: 508-514.
- ZADOKS, J.C., CHANG, T.T. UND KONZAK, C.F. (1974) A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14: 415-421.
- ZIEGLER, R. UND EGLE, K. (1965) Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. I. Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyll-Bestimmung. *Beitr. Biol. Pflanzen.* 41: 11-37.
- ZUBER, U., WINZELER, H., MESSMER, M.M., KELLER, M., KELLER, B., SCHMID, J.E. UND STAMP, P. (1999) Morphological traits associated with lodging resistance of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Agron. Crop Sci.* 182.

7 Anhang

7.1 Tabellenanhang

Tab. A-1

Haupthalmlänge zur Endernte im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Haupthalmlänge inklusive Ähre, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor Substrat: Behandlung GB; Faktor H₂O: Substrat LS; Faktor O₃: CO₂ - Stufen NF und +320; n = 10 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 92 mit Ähre [cm]
ED 73	NF	NF	GB	92,45 gh
ED 73	NF	O ₃	GB	96,50 i
ED 73	+80	NF	GB	101,90 j
ED 73	+160	NF	GB	100,25 j
ED 73	+320	NF	GB	101,30 j
ED 73	+320	O ₃	GB	107,60 k
LS	NF	NF	GB	79,75 d
LS	NF	O ₃	GB	84,45 ef
LS	+80	NF	GB	91,53 g
LS	+160	NF	GB	93,05 gh
LS	+320	NF	GB	93,10 gh
LS	+320	O ₃	GB	95,00 hi
LS	NF	NF	TS	66,65 a
LS	NF	O ₃	TS	71,95 b
LS	+80	NF	TS	83,95 e
LS	+160	NF	TS	84,05 e
LS	+320	NF	TS	75,65 c
LS	+320	O ₃	TS	87,15 f
Block				n.s.
Substrat				***
CO ₂				***
O ₃				***
H ₂ O				***
CO ₂ * O ₃				n.s.
CO ₂ * H ₂ O				*
O ₃ * H ₂ O				*

Tab. A-2

Hauptstängellängen im Jahr 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der einzelnen und maximalen Hauptstängellängen (von je 5 benachbarten Pflanzen) zum WS 65 und zur Endernte (WS 92), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor O₃: CO₂ -Stufen NF und +320; WS 65, Einzelwerte: n = 20 pro Block; WS 65, Maximalwerte: n = 4 pro Block; WS 92, Einzelwerte: n = 6 pro Block; WS 92, Maximalwerte: n = 8 pro Block. WS 92, Behandlungen NF, O₃,+80 und +320: nur ein Block in Auswertung.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 65 Mittel aller Werte ohne Ähre [cm]	WS 92 Mittel aller Werte ohne Ähre [cm]	WS 65 Mittel der Maximalw. ohne Ähre [cm]	WS 92 Mittel der Maximalw. ohne Ähre [cm]	WS 92 Mittel der Maximalw. mit Ähre [cm]
NF	NF	GB	78,5 bc	87,3 ab	83,9 bc	90,6 abc	98,6 abc
NF	O ₃	GB	79,6 bc	92,1 b	87,1 bcd	92,3 abcd	100,3 abcd
+80	NF	GB	79,0 bc	94,5 b	86,9 bc	94,5 cde	102,4 cde
+160	NF	GB	86,9 def	88,8 b	93,1 e	95,1 defg	103,1 defg
+320	NF	GB	83,1 cde	93,8 b	89,4 cde	96,6 d-h	105,0 efgh
+320	O ₃	GB	91,9 f	92,9 b	99,2 f	99,7 h	108,2 h
NF	NF	TS	69,7 a	79,5 a	75,5 a	88,6 a	97,0 a
NF	O ₃	TS	76,9 b	85,5 ab	81,5 b	89,8 ab	97,9 ab
+80	NF	TS	82,4 cd	85,8 ab	87,6 cde	89,1 a	96,9 a
+160	NF	TS	82,3 cd	90,1 b	89,0 cde	93,3 bcd	101,1 bcd
+320	NF	TS	83,6 cde	87,0 ab	86,1 bc	98,6 egh	106,6 egh
+320	O ₃	TS	88,1 ef	88,4 b	92,8 de	94,7 def	102,5 def
Block			n.s.	***	n.s.	***	***
CO ₂			***	(*)	***	***	***
O ₃			***	n.s.	***	n.s.	n.s.
H ₂ O			**	**	**	***	***
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			***	(*)	(*)	n.s.	n.s.
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	*	*

Tab. A-3

Hauptstängellängen im Jahr 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) zu den WS 31, 65 und 92, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. WS 31: n = 20 pro Block, WS 65: n = 20 pro Block; WS 92: n = 40 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 31 Mittel aller Werte mit Ähre [cm]	WS 65 Mittel aller Werte mit Ähre [cm]	WS 92 Mittel aller Werte mit Ähre [cm]
NF	NF	GB	50,4 ab	85,6 cde	85,9 b
NF	O ₃	GB	47,9 a	81,3 bc	87,6 bc
+160	NF	GB	52,3 b	86,4 de	92,8 d
+160	O ₃	GB	50,6 ab	86,0 de	91,9 d
+320	NF	GB	49,9 ab	87,0 de	91,7 d
+320	O ₃	GB	50,2 ab	87,1 de	92,0 d
NF	NF	TS	-	79,6 b	86,5 b
NF	O ₃	TS	-	73,0 a	82,1 a
+160	NF	TS	-	82,6 bcd	87,2 bc
+160	O ₃	TS	-	85,9 de	88,3 c
+320	NF	TS	-	87,4 e	93,0 d
+320	O ₃	TS	-	87,4 e	93,3 d
Block			n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			**	***	***
O ₃			*	(*)	n.s.
H ₂ O			-	***	***
CO ₂ * O ₃			n.s.	***	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			-	***	***
O ₃ * H ₂ O			-	n.s.	n.s.

Tab. A-4

Entwicklung der Blattzahl im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Blattzahl am Haupthalm (gezählt bei voller Ausbildung der Ligula) vom WS 12 bis zur Entfaltung des Fahnenblattes, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor Substrat: Behandlung GB; Faktor H₂O: Substrat LS bei n ≥ 6 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	24.05.	31.05.	10.06.	16.06.	23.06.	29.06.
ED 73	NF	NF	GB	2,00 a	3,75 bcd	5,25 a	6,83 ab	8,00 c	8,00 b
ED 73	NF	O ₃	GB	2,00 a	3,25 a	5,25 a	7,17 b	7,75 bc	8,00 b
ED 73	+320	NF	GB	2,00 a	4,00 d	5,83 bc	7,08 b	8,00 c	8,00 b
ED 73	+320	O ₃	GB	2,00 a	3,75 bcd	6,00 bc	7,00 b	8,00 c	8,00 b
LS	NF	NF	GB	2,10 a	3,88 cd	5,33 ab	6,83 ab	7,00 a	8,00 b
LS	NF	O ₃	GB	2,00 a	3,44 ab	5,58 abc	6,50 a	7,50 b	8,00 b
LS	+320	NF	GB	2,25 b	3,63 abcd	5,83 bc	7,08 b	7,83 bc	7,83 ab
LS	+320	O ₃	GB	2,00 a	3,56 abc	5,75 abc	6,83 ab	7,83 bc	8,00 b
LS	NF	NF	TS	2,10 a	3,50 abc	5,42 ab	6,75 ab	6,92 a	7,58 a
LS	NF	O ₃	TS	2,00 a	3,32 a	5,58 abc	6,83 ab	7,67 bc	8,00 b
LS	+320	NF	TS	2,00 a	4,00 d	5,50 abc	6,75 ab	7,75 bc	7,75 ab
LS	+320	O ₃	TS	2,00 a	3,50 abc	5,50 abc	6,92 ab	7,75 bc	8,00 b
Block				*	(*)	***	*	*	n.s.
Substrat				*	n.s.	n.s.	*	***	n.s.
CO ₂				n.s.	**	***	(*)	***	n.s.
O ₃				**	***	n.s.	n.s.	*	***
H ₂ O				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*
CO ₂ * O ₃				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.
CO ₂ * H ₂ O				*	*	(*)	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃ * H ₂ O				n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*

Tab. A-5

Entwicklung der Blattzahl im Jahr 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Blattzahl am Hauthalm (gezählt bei voller Ausbildung der Ligula) vom WS 12 bis WS 39, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor O₃: ohne CO₂ -Stufen +80 und +160; n = 5 pro Block.

[illegible]

Tab. A-6

Entwicklung der Blattzahl im Jahr 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Blattzahl am Hauthalm, gezählt bei voller Ausbildung der Ligula vom WS 12 bis WS 39, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Start Trockenstress (TS) am 14.06. n = 10 (20.05.-11.06.) oder n = 5 (14.06.-21.06.) pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	24.05.	28.05.	31.05.	04.06.	07.06.	11.06.
NF	NF	GB	2,1	2,4	3,1	3,9	4,7	6,1
NF	O ₃	GB	2,1	5,5	3,0	3,9	4,7	6,1
+160	NF	GB	2,0	2,3	3,0	3,8	4,5	6,0
+160	O ₃	GB	2,0	2,4	3,1	4,0	4,9	6,2
+320	NF	GB	2,1	2,5	3,1	4,0	4,7	6,2
+320	O ₃	GB	2,0	2,4	3,2	4,0	4,7	6,1
Block			(*)	n.s.	n.s.	*	n.s.	(*)
CO ₂			n.s.	n.s.	n.s.	(*)	n.s.	n.s.
O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	(*)	(*)	n.s.
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂	O ₃	H ₂ O	14.06.	18.06.	21.06.			
NF	NF	GB	6,5 ab	7,6 ab	7,5 abc			
NF	O ₃	GB	6,7 ab	7,4 ab	7,6 abc			
+160	NF	GB	6,4 a	7,3 a	7,4 ab			
+160	O ₃	GB	6,9 ab	7,7 ab	8,0 c			
+320	NF	GB	7,0 b	7,8 ab	7,9 bc			
+320	O ₃	GB	6,9 ab	7,3 a	7,8 abc			
NF	NF	TS	6,8 ab	7,6 ab	7,6 abc			
NF	O ₃	TS	6,7 ab	7,7 ab	7,8 abc			
+160	NF	TS	6,4 a	7,3 ab	7,3 a			
+160	O ₃	TS	7,0 b	7,9 b	7,8 abc			
+320	NF	TS	6,8 ab	7,6 ab	7,7 abc			
+320	O ₃	TS	6,8 ab	7,7 ab	7,7 abc			
Block			n.s.	n.s.	(*)			
CO ₂			n.s.	n.s.	n.s.			
O ₃			*	(*)	*			
H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.			
CO ₂ * O ₃			*	*	*			
CO ₂ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.			
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.			

Tab. A-7

Blattflächenparameter im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) zu den WS 31, WS 65, WS 75 (NF, O₃ und +320) und WS 80 (+80, +160, +320/O₃) von LAI_{gesamt} (Blattflächenindex der gesamten Blattfläche in Blattfläche / Grundfläche) und LAI_{grün} (Blattflächenindex der grünen Blattfläche in Blattfläche / Grundfläche, zum WS31 identisch mit LAI_{gesamt}), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. WS 31 und WS 65: ANOVA für Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor H₂O: nur LS-Varianten; Faktor Substrat: nur GB-Varianten, Faktor O₃: CO₂-Stufen NF und +320; WS 75/80: ANOVA für CO₂: nur NF und +320, ANOVA für O₃: nur NF und O₃; n ≥ 6 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 31 LAI _{grün} []	WS 65 LAI _{gesamt} []	WS 65 LAI _{grün} []	WS 75 / 80 LAI _{gesamt} []	WS 75 / 80 LAI _{grün} []
ED 73	NF	NF	GB	2,64 abcd	8,12 f	6,92 ef	8,01 a	6,57 b
ED 73	NF	O ₃	GB	2,52 ab	8,08 f	6,36 de	7,89 a	5,58 b
ED 73	+80	NF	GB	3,07 def	9,84 g	8,15 gh	8,42 ab	6,13 b
ED 73	+160	NF	GB	2,97 bcde	9,60 g	7,79 fg	7,59 a	4,44 a
ED 73	+320	NF	GB	3,31 ef	10,61 gh	8,54 gh	9,34 b	6,57 b
ED 73	+320	O ₃	GB	3,45 f	11,53 f	9,15 h	9,09 b	5,87 b
LS	NF	NF	GB	2,34 a	6,87 def	5,94 de		
LS	NF	O ₃	GB	2,26 a	5,51 bcd	4,42 bc		
LS	+80	NF	GB	2,32 a	6,37 de	5,20 cd		
LS	+160	NF	GB	2,60 abc	6,28 cde	5,39 cd		
LS	+320	NF	GB	3,04 cdef	7,09 ef	6,20 de		
LS	+320	O ₃	GB	2,68 abcd	7,55 ef	6,34 de		
LS	NF	NF	TS		4,47 ab	3,35 ab		
LS	NF	O ₃	TS		3,68 a	2,78 a		
LS	+80	NF	TS		4,94 abc	3,66 ab		
LS	+160	NF	TS		4,37 ab	3,11 ab		
LS	+320	NF	TS		4,43 ab	3,34 ab		
LS	+320	O ₃	TS		4,53 ab	3,15 ab		
Block				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*
Substrat				***	***	***		
CO ₂				***	***	**	*	n.s.
O ₃				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O					***	***		
CO ₂ * O ₃				n.s.	n.s.	n.s.		
CO ₂ * H ₂ O					(*)	*		
O ₃ * H ₂ O					n.s.	n.s.		

Tab. A-8

Blattflächenparameter im Jahr 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) zum WS 31 und zum WS 65 von LAI_{gesamt} (Blattflächenindex der gesamten Blattfläche in Blattfläche / Grundfläche), LAI_{grün} (Blattflächenindex der grünen Blattfläche in Blattfläche / Grundfläche und des Anteils nichtgrüner Blattfläche an der gesamten Blattfläche (%gelb), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃: CO₂-Stufen NF und +320 bei n = 20 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 31 LAI _{gesamt} []	WS 31 LAI _{grün} []	WS 65 LAI _{gesamt} []	WS 65 LAI _{grün} []
NF	NF	GB	2,77 ab	2,71 ab	2,21 ab	1,72 abc
NF	O ₃	GB	3,50 b	3,15 b	2,47 bcd	1,94 bc
+80	NF	GB	3,48 b	3,39 b	2,16 ab	1,78 abc
+160	NF	GB	3,48 b	3,42 b	3,08 cde	2,61 de
+320	NF	GB	2,43 a	2,40 a	2,43 bc	1,81 abc
+320	O ₃	GB	4,49 c	4,37 c	3,67 e	2,94 e
NF	NF	TS			1,71 a	1,23 a
NF	O ₃	TS			2,01 ab	1,45 ab
+80	NF	TS			2,62 bcd	2,13 cd
+160	NF	TS			3,13 de	2,36 cde
+320	NF	TS			2,51 bcd	1,99 bcd
+320	O ₃	TS			2,68 bcd	1,95 bc
Block			*	*	*	n.s.
CO ₂			n.s.	(*)	***	***
O ₃			***	***	***	**
H ₂ O					*	**
CO ₂ * O ₃			***	***	(*)	n.s.
CO ₂ * H ₂ O					**	*
O ₃ * H ₂ O					*	*

Tab. A-9

Blattflächenparameter im Jahr 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) zu den WS 31 und WS 65 von LAI_{gesamt} (Blattflächenindex der gesamten Blattfläche in Blattfläche / Grundfläche), LAI_{grün} (Blattflächenindex der grünen Blattfläche in Blattfläche / Grundfläche) und der SLA_{grün} (spezifische Blattfläche der grünen Blattfraktion in cm² Blattfläche / g frischer Blattmasse), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. n = 20 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 31 LAI _{gesamt} []	WS 31 LAI _{grün} []	WS 65 LAI _{gesamt} []	WS 65 LAI _{grün} []	WS 65 SLA _{grün} [m ² g ⁻¹ * 10 ⁻⁴]
NF	NF	GB	2,56 a	2,36 ab	3,02 cd	2,42 ef	235 e
NF	O ₃	GB	2,67 a	2,00 a	2,96 bcd	2,06 cde	225 de
+160	NF	GB	2,82 ab	2,49 b	3,07 de	2,42 ef	225 de
+160	O ₃	GB	3,13 b	2,77 b	3,02 cd	2,37 ef	224 de
+320	NF	GB	2,93 ab	2,60 b	2,83 bcd	1,79 bcd	220 cde
+320	O ₃	GB	3,07 b	2,70 b	3,61 bcd	2,82 f	235 e
NF	NF	TS			2,28 a	1,45 ab	191 a
NF	O ₃	TS			2,12 a	1,30 a	203 ab
+160	NF	TS			2,42 b	1,72 abc	200 ab
+160	O ₃	TS			2,51 abc	1,81 bcd	207 bc
+320	NF	TS			2,94 bcd	2,22 de	220 cde
+320	O ₃	TS			2,92 bcd	2,03 cde	211 bcd
Block			n.s.	n.s.	*	***	***
CO ₂			***	***	***	***	**
O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O					***	***	***
CO ₂ * O ₃			n.s.	*	*	**	n.s.
CO ₂ * H ₂ O					*	***	***
O ₃ * H ₂ O					n.s.	(*)	n.s.

Tab. A-10

Blattseneszenz in den Jahren 1994 – 96. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Anteile nichtgrüner Blattfläche an der gesamten Blattfläche zum WS 31 und WS65, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. WS 65: ANOVA für Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃: CO₂ -Stufen NF und +320; n ≥ 6 (1994), n=20 (1995, 1996) pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	1994 WS 31 [%]	1994 (IS) WS 65 [%]	1995 WS 31 [%]	1995 WS 65 [%]	1996 WS 31 [%]	1996 WS 65 [%]
NF	NF	GB	0	14,0 ab	1,72	24,6 abc	8,2 a	28,2 a
NF	O ₃	GB	0	19,7 a-e	3,61	25,3 abc	19,2 c	48,4 de
+80	NF	GB	0	18,9 abcd	2,50	17,4 ab		
+160	NF	GB	0	14,2 ab	1,75	16,1 a	11,9 b	30,7 ab
+160	O ₃	GB					12,1 b	29,9 a
+320	NF	GB	0	12,8 a	1,78	26,2 bc	11,5 b	72,2 f
+320	O ₃	GB	0	16,5 abc	2,63	24,6 abc	11,8 b	32,4 abc
NF	NF	TS	0	25,5 defg		29,6 c		59,9 ef
NF	O ₃	TS	0	24,6 c-g		30,2 c		75,0 f
+80	NF	TS	0	27,4 efg		20,7 abc		
+160	NF	TS	0	28,5 fg		26,0 c		46,1 bcde
+160	O ₃	TS						40,7 abcd
+320	NF	TS	0	24,6 c-g		22,8 abc		38,2 abcd
+320	O ₃	TS	0	30,3 g		30,3 c		47,6 cde
Block				*	(*)	n.s.	**	***
CO ₂				n.s.	n.s.	***	*	***
O ₃				**	*	n.s.	***	n.s.
H ₂ O				***		**		***
CO ₂ * O ₃				n.s.	n.s.	n.s.	***	***
CO ₂ * H ₂ O				n.s.		n.s.		***
O ₃ * H ₂ O				n.s.		n.s.		*

Tab. A-11

Fahnenblattseneszenz zwischen dem 06. - 14. 07. 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der geschätzten Anteile nichtgrüner Fahnenblattfläche, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO₂, H₂O und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃: CO₂-Stufen NF und +320 bei n = 5 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	06.07.95	11.07.95	14.07.95
NF	NF	GB	5	11 ab	18 ab
NF	O ₃	GB	6	56 bc	68 cd
+80	NF	GB	5	7 a	12 a
+160	NF	GB	5	8 a	40 abc
+320	NF	GB	5	31 abc	76 cd
+320	O ₃	GB	5	58 c	79 d
NF	NF	TS	10	72 c	100 d
NF	O ₃	TS	5	14 ab	66 bcd
+80	NF	TS	6	26 abc	60 abcd
+160	NF	TS	5	35 abc	90 d
+320	NF	TS	8	68 c	96 d
+320	O ₃	TS	15	57 c	93 d
Block			n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			n.s.	***	**
O ₃			n.s.	n.s.	n,s,
H ₂ O			n.s.	*	***
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.
O ₃ * H ₂ O			n.s.	**	*

Tab. A-12

Blattseneszenz des Haupthalms zwischen dem 20.05. - 20. 08. 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der geschätzten Anteile nichtgrüner Blattfläche, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bis zum Start der Trockenstressbehandlung (14.06.): n = 10 pro Block, sonst n = 5 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	20.05.	24.05.	31.05.	04.06.	07.06.	11.06.
NF	NF	GB	0	0	1,7 ab	3,0 a	11,2 a	19,1 a
NF	O ₃	GB	0	0	17,0 c	30,9 d	41,0 a	44,6 d
+160	NF	GB	0	0	1,1 a	5,3 a	14,7 ab	29,4 bc
+160	O ₃	GB	0	0	4,0 b	19,3 c	28,4 c	35,1 c
+320	NF	GB	0	0	1,2 a	2,3 a	8,3 a	25,9 ab
+320	O ₃	GB	0	0	3,4 ab	11,7 b	18,6 b	32,8 bc
Block			-	-	n.s.	n.s.	n.s.	**
CO ₂			-	-	***	**	***	n.s.
O ₃			-	-	***	***	***	***
CO ₂ * O ₃			-	-	***	***	***	***

CO ₂	O ₃	H ₂ O	14.06.	18.06.	21.06.	25.06.	28.06.	02.07.
NF	NF	GB	28,6 a	38,5 a	38,7 a	43,6 ff	43,1 a	50,5 ab
NF	O ₃	GB	59,3 c	58,0 de	60,6 e	56,9 de	57,5 cd	57,2 bc
+160	NF	GB	34,0 ab	43,3 ab	40,8 ab	47,8 abc	47,2 ab	51,1 ab
+160	O ₃	GB	39,3 b	60,1 de	60,3 e	50,7 bcd	53,0 bc	52,8 ab
+320	NF	GB	41,4 b	42,0 ab	45,7 abc	43,9 ab	47,1 ab	50,7 ab
+320	O ₃	GB	31,7 ab	46,3 bc	42,7 abc	43,1 a	46,9 ab	52,4 ab
NF	NF	TS	32,3 ab	46,7 bc	46,2 bc	46,9 abc	48,5 ab	52,9 ab
NF	O ₃	TS	54,5 c	61,2 e	60,3 e	60,5 e	60,2 d	66,6 c
+160	NF	TS	32,3 ab	40,4 ab	43,4 abc	43,4 a	42,9 a	50,9 ab
+160	O ₃	TS	40,1 b	53,0 cd	54,3 de	50,8 bcd	52,8 bc	55,0 abc
+320	NF	TS	31,8 ab	39,8 ab	40,9 ab	44,3 a	46,5 ab	48,8 a
+320	O ₃	TS	40,1 b	47,3 bc	48,7 cd	51,4 cd	52,2 bc	55,8 abc
Block			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	***
CO ₂			**	**	**	***	*	(*)
O ₃			***	***	***	***	***	***
H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * O ₃			***	***	***	***	***	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			n.s.	*	n.s.	(*)	n.s.	n.s.
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	(*)	n.s.	n.s.

Fortsetzung Tab. A-12

CO ₂	O ₃	H ₂ O	05.07.	09.07.	12.07.	16.07.	19.07.	23.07.
NF	NF	GB	50,8 a	53,6 a	56,2 a	58,2 a	60,0 a	78,1 abc
NF	O ₃	GB	57,3 abc	58,9 abc	61,3 ab	63,2 a	64,9 ab	82,4 abcd
+160	NF	GB	51,8 ab	56,3 abc	60,2 ab	64,7 abc	67,8 abcd	76,8 abc
+160	O ₃	GB	53,3 ab	55,2 ab	58,6 ab	61,2 a	63,4 a	76,3 ab
+320	NF	GB	53,4 ab	56,9 abc	63,3 abc	66,6 abc	69,8 abcde	79,2 abcd
+320	O ₃	GB	56,1 ab	57,8 abc	62,4 abc	64,0 ab	65,4 abc	74,1 a
NF	NF	TS	59,2 bc	66,6 de	73,8 d	86,1 e	86,2 g	90,3 d
NF	O ₃	TS	64,3 c	70,0 e	72,4 d	78,2 de	77,7 defg	83,0 abcd
+160	NF	TS	55,6 ab	63,3 cde	70,8 cd	80,6 de	81,0 fg	86,0 bcd
+160	O ₃	TS	56,0 ab	60,2 abcd	65,0 abcd	74,6 cd	75,6 cdef	84,7 abcd
+320	NF	TS	53,1 ab	56,7 abc	62,8 abc	73,3 bcd	74,8 dcdef	87,7 bcd
+320	O ₃	TS	58,2 abc	61,5 bcd	67,4 bcd	77,8 de	78,5 efg	88,1 cd
Block			***	*	*	*	(*)	n.s.
CO ₂			*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃			**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O			**	***	***	***	***	***
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			(*)	***	**	*	*	n.s.
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	26.07.	30.07.	02.08.	06.08.	13.08.	20.08.
NF	NF	GB	84,2 ab	84,4 a	92,6 ab	100,0	100,0	100,0
NF	O ₃	GB	87,4 ab	90,6 abc	96,7 bc	100,0	100,0	100,0
+160	NF	GB	82,1 ab	86,1 ab	92,5 ab	99,1	100,0	100,0
+160	O ₃	GB	80,2 a	82,5 a	86,6 a	97,9	99,1	100,0
+320	NF	GB	85,3 ab	88,6 abc	98,1 bc	100,0	100,0	100,0
+320	O ₃	GB	81,1 ab	86,3 ab	96,7 bc	100,0	100,0	100,0
NF	NF	TS	91,3 b	94,3 bc	97,5 bc	100,0	100,0	100,0
NF	O ₃	TS	84,0 ab	86,3 ab	91,5 ab	100,0	100,0	100,0
+160	NF	TS	87,1 ab	89,6 abc	97,2 bc	100,0	100,0	100,0
+160	O ₃	TS	86,8 ab	91,9 abc	99,8 c	100,0	100,0	100,0
+320	NF	TS	89,7 ab	95,8 bc	99,5 c	100,0	100,0	100,0
+320	O ₃	TS	90,1 ab	97,1 c	100,0 c	100,0	100,0	100,0
Block			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			n.s.	(*)	**	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O			**	***	**	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			n.s.	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-13

Halmzahlen im Jahr 1994 (Boniturdaten). Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der lebendigen und toten Triebe pro Pflanze im Zeitraum 16. 6. - 29. 6. 1994 (Bonituren), sowie Ergebnisse der ANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktoren CO₂ und Block: gesamter Datensatz; Faktor Substrat: Behandlung NF / O₃ / GB und +320 / O₃ / GB; Faktor O₃: Substrat ED 73; Faktor H₂O: Substrat lehmiger Sand; n ≥ 6 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	16.06.94	23.06.94	29.06.94	alle 3 Termine
ED73	NF	NF	GB	8,12 bc	7,42 cd	7,50 b	7,69 c
ED73	NF	O ₃	GB	7,08 ab	6,42 abc	6,75 ab	6,75 bc
ED73	+320	NF	GB	9,67 c	8,67 e	9,08 c	9,14 d
ED73	+320	O ₃	GB	9,30 c	8,67 e	8,92 c	8,94 d
LS	NF	O ₃	GB	6,22 a	6,88 bcd	6,67 ab	6,59 b
LS	NF	O ₃	TS	5,70 a	5,63 ab	5,42 a	5,57 a
LS	+320	O ₃	GB	7,08 ab	7,88 de	7,75 bc	7,53 cd
LS	+320	O ₃	TS	7,40 ab	5,25 a	7,08 b	6,70 bc
Block				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Substrat				*	n.s.	n.s.	*
CO ₂				***	***	***	***
O ₃				***	***	***	***
H ₂ O				n.s.	***	n.s.	***
CO ₂ * O ₃				n.s.	(*)	n.s.	*
CO ₂ * H ₂ O				n.s.	(*)	n.s.	n.s.

Tab. A-14

Halmzahlen im Jahr 1994 (destruktive Bestimmungen). Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Gesamtzahl vitaler und abgestorbener Triebe pro Pflanze zu den genannten Wuchsstadien im Jahr 1994, ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor H₂O : nur IS - Varianten; Faktor Substrat: nur GB-Varianten, Faktor O₃: CO₂ - Stufen NF und +320; WS 75/80 ANOVA für CO₂: nur NF und +320; ANOVA für O₃: nur NF und O₃; n ≥ 6 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 31	WS 39	WS 65	WS 75/80	WS 92
ED 73	NF	NF	GB	7,95 cde	7,17	9,35 b-g	9,00	12,50 f
ED 73	NF	O ₃	GB	7,30 bcd	7,25	9,05 b-f	9,50	8,90 e
ED 73	+80	NF	GB	8,25 def	8,25	9,65 c-g	9,08	13,95 g
ED 73	+160	NF	GB	8,70 fgh	8,25	10,20 d-h	8,92	14,35 g
ED 73	+320	NF	GB	9,10 gh	8,25	10,20 d-h	8,75	15,05 g
ED 73	+320	O ₃	GB	9,50 h	8,67	10,70 gh	8,75	14,30 g
LS	NF	NF	GB	6,46 ab		10,75 fghi		5,63 cd
LS	NF	O ₃	GB	5,95 a		8,42 abcd		4,80 abc
LS	+80	NF	GB	6,05 a		8,17 abc		6,00 cd
LS	+160	NF	GB	6,95 abc		9,92 c-h		5,45 bcd
LS	+320	NF	GB	7,54 cd		11,00 fghi		6,40 d
LS	+320	O ₃	GB	7,80 cde		11,25 i		5,70 cd
LS	NF	NF	TS			6,88 a		3,85 a
LS	NF	O ₃	TS			6,92 a		3,75 a
LS	+80	NF	TS			7,67 ab		4,05 ab
LS	+160	NF	TS			7,67 ab		4,10 ab
LS	+320	NF	TS			8,88 a-e		4,60 abc
LS	+320	O ₃	TS			8,25 abc		3,90 a
Block				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Substrat				***		***		***
CO ₂				***	*	***	n.s.	*
O ₃				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	(*)
H ₂ O						***		***
CO ₂ * O ₃				*	n.s.	n.s.		n.s.
CO ₂ * H ₂ O						(*)		n.s.
O ₃ * H ₂ O						n.s.		n.s.

Tab. A-15

Ährenzahlen im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Ährenzahlen pro Pflanze zu den Ernten WS 65, WS 75/80 und WS 92, sowie ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor H₂O : nur IS-Varianten; Faktor Substrat: nur GB-Varianten, Faktor O₃: CO₂ -Stufen NF und +320; WS 75/80 ANOVA für CO₂: nur NF und +320; ANOVA für O₃: nur NF und O₃; n ≥ 6 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 65	WS 75/80	WS 92
ED 73	NF	NF	GB	5,30 ef	5,92 a	6,40 de
ED 73	NF	O ₃	GB	4,90 cde	5,67 a	5,30 defg
ED 73	+80	NF	GB	6,30 g	6,92 ab	6,30 de
ED 73	+160	NF	GB	5,75 fg	6,33 ab	7,05 e
ED 73	+320	NF	GB	6,35 g	6,50 ab	6,60 e
ED 73	+320	O ₃	GB	7,30 h	7,67 b	7,00 e
IS	NF	NF	GB	5,13 cdef		5,00 bc
IS	NF	O ₃	GB	4,25 abcd		4,90 bc
IS	+80	NF	GB	3,92 ab		5,40 c
IS	+160	NF	GB	4,00 abc		5,10 bc
IS	+320	NF	GB	5,38 defg		6,30 de
IS	+320	O ₃	GB	4,33 abcd		5,60 cd
IS	NF	NF	TS	4,00 abc		3,55 a
LS	NF	O ₃	TS	3,42 a		3,60 a
LS	+80	NF	TS	3,50 a		3,65 a
LS	+160	NF	TS	3,50 a		3,55 a
LS	+320	NF	TS	5,00 b-f		4,30 ab
LS	+320	O ₃	TS	3,75 a		3,60 a
Block				n.s.	n.s.	n.s.
Substrat				***		***
CO ₂				***	n.s.	n.s.
O ₃				*	n.s.	n.s.
H ₂ O				***		***
CO ₂ * O ₃				n.s.		n.s.
CO ₂ * H ₂ O				n.s.		n.s.
O ₃ * H ₂ O				n.s.		n.s.

Tab. A-17

Halmzahlen und Ährenzahlen im Jahr 1995 (destruktive Bestimmungen). Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Halmzahlen (vitale und abgestorbene Triebe pro Pflanze) und Ährenzahlen zum WS 31, WS 65 und WS 92, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor O₃: ohne CO₂ -Stufen +80 und +160; WS 31: n = 20 pro Block; WS 65: n = 10 pro Block; WS 92: n = 8 Mischproben aus 5 Pflanzen pro Block, Behandlungen NF, +80, O₃ und +320: nur ein Block in Auswertung.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 31 Halm	WS 65 Halm	WS 92 Halm	WS 65 Ähre	WS 92 Ähre
NF	NF	GB	2,48 ab	2,43 ab	3,00 cd	1,03 ab	1,55 cde
NF	O ₃	GB	2,98 bc	2,70 ab	3,00 cd	1,05 abc	1,63 de
+80	NF	GB	3,03 c	2,43 ab	2,80 cd	1,00 a	1,75 e
+160	NF	GB	3,05 c	2,95 bc	2,60 bc	1,10 abc	1,49 bcde
+320	NF	GB	2,18 a	3,10 bc	2,90 cd	1,20 bc	1,28 abcd
+320	O ₃	GB	3,50 c	3,43 c	3,10 d	1,23 c	1,65 e
NF	NF	TS	-	2,20 a	2,00 a	1,05 abc	1,25 abc
NF	O ₃	TS	-	2,58 ab	2,20 ab	1,05 abc	1,15 a
+80	NF	TS	-	2,40 ab	3,00 cd	1,08 abc	1,18 ab
+160	NF	TS	-	3,05 bc	2,60 bc	1,18 abc	1,11 a
+320	NF	TS	-	2,53 ab	3,20 d	1,23 c	1,60 cde
+320	O ₃	TS	-	2,63 ab	2,69 c	1,10 abc	1,09 a
Block			n.s.	n.s.	**	*	n.s.
CO ₂			n.s.	***	***	***	n.s.
O ₃			***	*	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O			-	*	**	n.s.	***
CO ₂ * O ₃			**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			-	*	***	n.s.	n.s.
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	***

Tab. A-18

Halmzahlen im Jahr 1996 (Boniturdaten). Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Halmzahlen (vitale Triebe pro Pflanze) vom WS 12 bis WS 39 im Jahr 1996 sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bis zum Beginn der Trockenstressbehandlung (Start am 14.06.): n = 10 pro Block ab dem 14.06.: n = 5 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	20.05.	24.05.	28.05.	31.05.	04.06.	07.06.	11.06.
NF	NF	GB	1	1,30	1,90 ab	2,10	2,40 ab	2,40 ab	2,35
NF	O ₃	GB	1	1,35	1,85 a	2,20	2,60 ab	2,60 ab	2,55
+160	NF	GB	1	1,35	1,90 ab	2,00	2,15 a	2,20 a	2,40
+160	O ₃	GB	1	1,40	2,35 c	2,40	2,95 b	3,00 b	2,90
+320	NF	GB	1	1,40	2,30 bc	2,30	2,55 ab	2,55 ab	2,70
+320	O ₃	GB	1	1,30	2,20 abc	2,35	2,70 ab	2,80 ab	2,85
Block			-	n.s.	**	***	***	**	(*)
CO ₂			-	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃			-	n.s.	n.s.	n.s.	**	**	(*)
CO ₂ * O ₃			-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	14.06.	18.06.	21.06.	25.06.	28.06.	02.07.	05.07
NF	NF	GB	2,00	1,90	1,90 ab	2,00	2,10	2,10 a	2,10 ab
NF	O ₃	GB	2,90	2,70	2,70 bc	3,00	3,40	3,30 b	2,70 ab
+160	NF	GB	2,40	2,20	1,60 a	2,50	2,80	2,60 ab	2,50 ab
+160	O ₃	GB	2,80	2,90	3,40 f	2,80	2,60	3,20 b	3,30 b
+320	NF	GB	2,60	2,40	2,50 abc	2,40	2,50	3,00 ab	2,70 ab
+320	O ₃	GB	3,00	2,40	2,30 ab	2,90	3,00	2,80 ab	2,60 ab
NF	NF	TS	2,80	2,50	2,50 abc	3,20	3,50	3,20 b	2,50 ab
NF	O ₃	TS	2,30	2,10	2,10 ab	2,20	2,30	2,20 ab	2,00 ab
+160	NF	TS	2,30	2,00	1,80 ab	2,10	2,10	1,60 a	1,80 a
+160	O ₃	TS	2,80	2,50	2,30 ab	2,40	2,50	1,90 ab	2,00 ab
+320	NF	TS	2,60	2,50	2,60 abc	2,70	3,40	2,70 ab	2,70 ab
+320	O ₃	TS	2,90	2,40	2,50 abc	2,50	2,60	2,30 ab	2,10 ab
Block			*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃			*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	*	*	*	(*)	(*)

Tab. A-19

Halmzahlen im Jahr 1996 (destruktive Bestimmungen). Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Halmzahlen (vitale Triebe pro Pflanze) zu den WS 31, WS 65 und WS 92 (lebende und tote Triebe), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. WS 31: n = 20 pro Block; WS 65: n = 20 pro Block; WS 92: n = 8 Mischproben aus 5 Pflanzen pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	WS 31 Halm	WS 65 Halm	WS 92 Halm	WS 65 Ähre	WS 92 Ähre
NF	NF	GB	2,53 ab	1,88 ab	2,75 ab	1,13 ab	1,31 a-e
NF	O ₃	GB	2,40 a	2,29 bc	2,99 abc	1,15 ab	1,46 def
+160	NF	GB	2,43 a	2,00 ab	3,19 bc	1,21 ab	1,40 b-f
+160	O ₃	GB	3,08 b	2,13 ab	3,13 abc	1,23 ab	1,61 f
+320	NF	GB	2,58 ab	1,83 ab	3,10 abc	1,15 ab	1,45 cdef
+320	O ₃	GB	2,88 ab	2,83 c	3,21 bc	1,25 ab	1,59 ef
NF	NF	TS	-	1,53 a	3,39 c	1,08 ab	1,23 abcd
NF	O ₃	TS	-	1,56 a	2,66 ab	1,07 ab	1,16 abc
+160	NF	TS	-	1,56 a	2,60 a	1,05 a	1,10 a
+160	O ₃	TS	-	1,58 a	3,08 abc	1,05 a	1,15 ab
+320	NF	TS	-	2,00 ab	3,10 abc	1,18 ab	1,26 abcd
+320	O ₃	TS	-	2,15 ab	3,36 c	1,30 b	1,24 abcd
Block			*	n.s.	**	n.s.	n.s.
CO ₂			**	***	(*)	*	n.s.
O ₃			*	**	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O			-	***	n.s.	(*)	***
CO ₂ * O ₃			n.s.	(*)	(*)	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			-	n.s.	(*)	(*)	n.s.
O ₃ * H ₂ O			-	(*)	n.s.	n.s.	*

Tab. A-20

Tausendkorngewichte zur Bestimmung der Kornfüllung im Jahr 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Tausendkorngewichte von Haupthalmähren (g Trockengewicht / 1000 Karyopsen) im Zeitraum 11.07. - 28. 07. der Behandlungen NF, +160 und +320 / O₃ (jeweils GB), sowie ANOVA der Faktoren Termin und CO₂ –Konzentration. Die grau unterlegten Werte repräsentieren das Ende der Kornfüllung.

Termin (1995)	n	NF	+160	+320 / O ₃	ANOVA CO ₂
11.07.	4	27,3	29,2 a	26,1 a	n.s.
15.07.	5	29,6	33,4 ab	33,0 ab	*
18.07.	4	32,7	38,3 b	33,5 ab	n.s.
22.07.	4	28,2	35,1 ab	35,6 ab	*
25.07.	4	33,0	36,8 b	36,5 b	n.s.
28.07.	4	-	-	31,9 ab	
ANOVA					ANOVA CO ₂ ,
Termin		n.s.	**	(*)	alle Termine: *

Tab. A-21

Tausendkorngewichte zur Bestimmung der Kornfüllung im Jahr 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Tausendkorngewichte von Haupthalmähren (g Trockengewicht / 1000 Karyopsen) im Zeitraum 17.07. - 12. 08. 1996 der genannten Behandlungen, ANOVA der Faktoren Termin, CO₂ und H₂O, sowie MANOVA der Faktoren CO₂ * H₂O. Die grau unterlegten Werte repräsentieren das Ende der Kornfüllung.

Termin (1996)	n	NF GB	+320 GB	NF TS	+320 TS	Nur nebenstehende vier Beh.: ANOVA ANOVA MANOVA CO ₂ H ₂ O CO ₂ * H ₂ O		
17.07.	12	9,7 a	13,6 a	-	-	*	-	-
23.07.	4	18,5 b	28,9 bc	21,5 a	24,5 a	***	n.s.	**
25.07.	12	23,4 c	26,8 b	21,6 ab	26,7 a	***	n.s.	n.s.
29.07.	4	30,0 d	35,0 cd	21,6 a	33,3 b	**	n.s.	n.s.
01.08.	4	37,3 e	34,6 cd	23,4 abc	35,2 b	n.s.	(*)	*
05.08.	4	39,3 e	40,3 d	25,8 abc	24,8 b	n.s.	*	n.s.
08.08.	4	40,0 e	33,8 cd	25,7 abc	32,3 b	n.s.	*	*
12.08.	4	39,1 d	31,8 bc	26,6 ac	-	-		-
ANOVA								
Termin		***	***	n.s.	**			

Termin (1996)	n	O ₃ GB	+160 GB	+160/O ₃ GB	+320/O ₃ GB	O ₃ TS	+160 TS	+160/O ₃ TS	+320/O ₃ TS
23.07.	4	18,6 a	28,1 a	32,1 a	26,2 a	22,9 a	27,1 a	26,0 a	23,4 a
26.07.	4	21,4 ab	32,5 ab	34,4 a	31,3 ab	24,0 a	31,0 ab	29,7 ab	28,6 b
29.07.	4	24,5 abc	34,9 b	36,7 a	33,3 bc	28,7 b	35,7 b	33,2 bc	36,0 c
01.08.	4	28,3 cd	41,1 c	44,5 b	40,8 d	35,7 d	45,4 c	39,9 d	32,1 b
05.08.	4	26,9 bc	45,2 cd	48,5 b	41,6 d	31,1 bc	44,3 c	36,3 cd	36,8 c
08.08.	4	26,9 bc	49,8 d	47,4 b	39,8 d	33,1 cd	42,7 c	37,7 cd	41,3 d
12.08.	4	31,8 c	46,4 cd	44,4 b	-	-	-	-	-
ANOVA									
Termin		*	***	***	***	***	***	**	***

Tab. A-22

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 31 im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm und der gesamten oberirdischen Biomassen (OBM), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃: CO₂ -Stufen NF und +320; n = 10 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	OBM [g/Pflanze]
ED 73	NF	NF	GB	0,696 bcd	0,418 a	1,114 ab
ED 73	NF	O ₃	GB	0,660 abc	0,388 a	1,048 ab
ED 73	+80	NF	GB	0,802 ef	0,526 cd	1,327 cd
ED 73	+160	NF	GB	0,770 de	0,512 cd	1,282 c
ED 73	+320	NF	GB	0,897 g	0,574 de	1,471 de
ED 73	+320	O ₃	GB	0,893 fg	0,560 cd	1,453 de
LS	NF	NF	GB	0,618 ab	0,428 ab	1,046 ab
LS	NF	O ₃	GB	0,599 a	0,383 a	0,982 a
LS	+80	NF	GB	0,608 ab	0,416 a	1,025 ab
LS	+160	NF	GB	0,681 abcd	0,493 bc	1,174 bc
LS	+320	NF	GB	0,899 g	0,637 e	1,536 e
LS	+320	O ₃	GB	0,744 cde	0,532 cd	1,276 c
Block				(*)	*	*
Substrat				***	n.s.	**
CO ₂				***	***	***
O ₃				(*)	(*)	n.s.
CO ₂ * O ₃				n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-23

Trockengewichte der unterirdischen Biomassen zum WS 31 im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte der gesamten unterirdischen Biomassen (UBM), des Anteils der UBM an der Gesamtbiomasse (UBM_{Anteil}) und der Verhältnisse von oberirdischer Biomasse zur Wurzelbiomasse (OBM/UBM), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Untersuchungen an Pflanzen der Substratvariante IS bei ausreichender Bewässerung. Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃: CO₂ -Stufen NF und +320; WS 31: n = 5 Töpfe à 2 Pflanzen pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	UBM [g / Topf]	UBM _{Anteil} [%]	OBM/UBM [pro Topf]
NF	NF	GB	0,622 a	22,7 a	3,28 a
NF	O ₃	GB	0,729 a	27,0 ab	2,58 ab
+80	NF	GB	0,739 a	25,9 ab	2,79 ab
+160	NF	GB	0,843 ab	26,3 ab	2,77 ab
+320	NF	GB	1,003 b	24,0 a	3,09 ab
+320	O ₃	GB	1,071 b	29,6 b	2,36 b
Block			n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			**	n.s.	n.s.
O ₃			n.s.	*	*
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-24

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 39 im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm und der gesamten oberirdischen Biomassen (OBM), Substratvariante ED 73, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃: CO₂-Stufen NF und +320; n = 6 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	OBM [g/Pflanze]
NF	NF	GB	2,22 b	1,80 ab	4,03 ab
NF	O ₃	GB	1,89 a	1,48 a	3,37 a
+80	NF	GB	2,39 bc	2,23 c	4,62 bc
+160	NF	GB	2,35 bc	2,01 bc	4,37 bc
+320	NF	GB	2,47 bc	2,10 bc	4,57 bc
+320	O ₃	GB	2,57 c	2,36 c	4,93 c
Block			n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			**	***	***
O ₃			n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * O ₃			*	*	*

Tab. A-25

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 65 im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm, Ähre und der gesamten oberirdischen Biomassen (OBM), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃: CO₂ -Stufen NF und +320; n = 6 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	Ähre [g/Pflanze]	OBM [g/Pflanze]
ED 73	NF	NF	GB	2,16 e	4,65 gh	1,78 d-j	8,59 fgh
ED 73	NF	O ₃	GB	2,12 e	4,42 fg	1,64 b-h	8,17 fg
ED 73	+80	NF	GB	2,52 f	5,59 ij	2,06 jkl	10,17 ij
ED 73	+160	NF	GB	2,54 fg	5,68 ij	2,12 kl	10,33 ij
ED 73	+320	NF	GB	2,77 gh	6,17 j	2,03 jk	10,97 j
ED 73	+320	O ₃	GB	2,99 h	7,02 k	2,32 l	12,32 k
LS	NF	NF	GB	1,90 de	4,08 defg	1,71 c-i	7,69 def
LS	NF	O ₃	GB	1,64 bcd	3,18 bc	1,56 a-f	6,39 bcd
LS	+80	NF	GB	1,72 cd	3,69 cdef	1,42 abc	6,83 cde
LS	+160	NF	GB	1,80 cd	4,49 efg	1,86 f-k	8,15 efg
LS	+320	NF	GB	1,92 de	5,70 ij	2,04 i-l	9,67 hi
LS	+320	O ₃	GB	2,13 e	5,27 hi	1,97 gijk	9,37 ghi
LS	NF	NF	TS	1,52 bc	2,55 ab	1,33 ab	5,40 ab
LS	NF	O ₃	TS	1,07 a	1,92 a	1,22 a	4,35 a
LS	+80	NF	TS	1,55 bc	3,12 bc	1,47 abcd	6,11 bc
LS	+160	NF	TS	1,37 b	2,89 bc	1,49 a-f	5,75 abc
LS	+320	NF	TS	1,52 bc	3,56 cde	1,64 b-g	6,72 bcd
LS	+320	O ₃	TS	1,55 bc	3,50 cd	1,84 e-k	6,89 cde
Block				n.s.	n.s.	*	n.s.
Substrat				***	***	**	***
CO ₂				***	***	***	***
O ₃				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O				***	***	***	***
CO ₂ * O ₃				*	n.s.	(*)	(*)
CO ₂ * H ₂ O				n.s.	*	n.s.	(*)
O ₃ * H ₂ O				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-26

Trockengewichte der unterirdischen Biomassen zum WS 65 im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte der unterirdischen Biomassen (UBM), des Anteils der UBM an der Gesamtbiomasse (UBM_{Anteil}) und der Verhältnisse von oberirdischer Biomasse zur Wurzelbiomasse (OBM/UBM), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren). Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃: CO₂ -Stufen NF und +320; n = 3 Töpfe à 2 Pflanzen pro Block

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	UBM [g / Topf]	UBM _{Anteil} [%]	OBM/UBM [pro Topf]
LS	NF	NF	GB	2,63 d	14,6 bcd	5,96 abcd
LS	NF	O ₃	GB	2,02 bc	13,4 abc	6,56 cde
LS	+80	NF	GB	2,05 bc	12,9 ab	6,79 de
LS	+160	NF	GB	2,67 d	14,0 bcd	6,19 abcd
LS	+320	NF	GB	3,32 e	14,5 bcd	5,98 abcd
LS	+320	O ₃	GB	3,35 e	15,1 d	5,63 a
LS	NF	NF	TS	1,66 ab	13,4 abc	6,52 bcde
LS	NF	O ₃	TS	1,41 a	13,4 abcd	6,52 a-e
LS	+80	NF	TS	2,05 bc	14,2 bcd	6,12 abcd
LS	+160	NF	TS	1,58 ab	12,1 a	7,33 e
LS	+320	NF	TS	2,32 cd	14,7 cd	5,83 abc
LS	+320	O ₃	TS	2,45 cd	15,1 d	5,69 ab
Block				n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂				***	**	**
O ₃				n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O				***	n.s.	n.s.
CO ₂ * O ₃				n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O				*	*	*
O ₃ * H ₂ O				n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-27

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 75-80 im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm, Ähre und der gesamten oberirdischen Biomassen (OBM) zum WS 75 (NF, O₃ und +320) und WS 80 (+80, +160, +320/O₃) der ED-73-Variante, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor Block: gesamte Datensätze; Faktor CO₂: nur NF und +320, ohne O₃ – Stufen; Faktor O₃: nur NF und O₃; n = 6 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	Ähre [g/Pflanze]	OBM [g/Pflanze]
ED 73	NF	NF	GB	2,35 ab	5,49 ab	5,96 ab	13,79 ab
ED 73	NF	O ₃	GB	2,26 a	4,96 a	4,82 a	12,05 a
ED 73	+80	NF	GB	2,74 c	5,95 abc	10,02 cd	18,70 cd
ED 73	+160	NF	GB	2,53 abc	5,77 ab	9,21 c	17,51 c
ED 73	+320	NF	GB	2,69 bc	6,52 bc	6,93 b	16,13 bc
ED 73	+320	O ₃	GB	2,74 c	7,05 c	11,18 d	20,96 d
Block				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂				(*)	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-28

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 92 im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm, Ähre, der gesamten oberirdischen Biomassen (OBM) und den Verhältnissen von Frisch- zu Trockengewichten (FG/TG), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃: CO₂-Stufen NF und +320; Faktor H₂O: nur Substrat LS; n = 10 pro Block.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/ Pflanze]	Halm [g/ Pflanze]	Ähre [g/ Pflanze]	OBM [g/ Pflanze]	OBM [FG/TG]
ED 73	NF	NF	GB	2,10 i	4,38 gh	9,19 gh	15,67 fg	1,60 e
ED 73	NF	O ₃	GB	1,96 hi	3,94 fg	7,66 ef	13,56 e	1,45 d
ED 73	+80	NF	GB	2,47 j	5,42 ij	10,82 ijk	18,71 hi	1,76 fg
ED 73	+160	NF	GB	2,54 j	5,53 ij	11,24 jk	19,30 ij	1,56 e
ED 73	+320	NF	GB	2,83 k	5,97 j	10,06 ghij	18,85 hij	1,82 g
ED 73	+320	O ₃	GB	2,69 jk	6,62 k	11,50 k	20,81 j	1,70 f
LS	NF	NF	GB	1,76 fgh	3,39 ef	8,65 fg	13,79 ef	1,37 cd
LS	NF	O ₃	GB	1,45 cde	3,07 de	6,98 de	11,50 d	1,30 bc
LS	+80	NF	GB	1,69 efg	4,25 fg	9,57 fghi	15,51 efg	1,29 bc
LS	+160	NF	GB	1,60 ef	4,11 f	9,31 fgh	15,01 ef	1,27 ab
LS	+320	NF	GB	1,96 hi	5,06 hi	11,09 jk	18,11 hi	1,27 ab
LS	+320	O ₃	GB	1,91 ghi	4,75 gh	10,61 hijk	17,28 gh	1,22 ab
LS	NF	NF	TS	1,53 def	1,97 ab	5,74 bcd	9,24 bc	1,19 a
LS	NF	O ₃	TS	1,01 a	1,80 a	4,10 a	6,91 a	1,23 ab
LS	+80	NF	TS	1,25 bc	2,33 abc	4,94 ab	8,52 ab	1,24 ab
LS	+160	NF	TS	1,18 ab	2,52 bcd	5,25 abc	8,94 b	1,22 ab
LS	+320	NF	TS	1,61 ef	2,74 cd	6,82 de	11,16 cd	1,22 ab
LS	+320	O ₃	TS	1,33 bcd	2,82 cde	6,33 cd	10,49 bcd	1,22 ab
Block				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**
Substrat				***	***	*	***	***
CO ₂				***	***	***	***	n.s.
O ₃				**	n.s.	(*)	n.s.	(*)
H ₂ O				***	***	***	***	***
CO ₂ * O ₃				n.s.	n.s.	*	*	n.s.
CO ₂ * H ₂ O				n.s.	*	(*)	(*)	**
O ₃ * H ₂ O				(*)	n.s.	n.s.	n.s.	*

Tab. A-29

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 31 im Jahr 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt und Halm, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor O₃: ohne CO₂ -Stufen +80 und +160; n = 20 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	OBM [g/Pflanze]
NF	NF	GB	0,235 ab	0,198 a	0,451 a
NF	O ₃	GB	0,301 bc	0,239 ab	0,541 ab
+80	NF	GB	0,316 bc	0,283 b	0,599 b
+160	NF	GB	0,318 c	0,269 b	0,587 b
+320	NF	GB	0,229 a	0,191 a	0,420 a
+320	O ₃	GB	0,401 d	0,346 b	0,747 c
Block			(*)	n.s.	n.s.
CO ₂			n.s.	**	*
O ₃			***	***	***
CO ₂ * O ₃			***	***	***

Tab. A-30

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 65 im Jahr 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm und Ähre, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor O₃: ohne CO₂ -Stufen +80 und +160; n = 20 pro Block

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	Ähre [g/Pflanze]	OBM [g/Pflanze]
NF	NF	GB	0,314 abc	1,194 abc	0,433 ab	1,94 ab
NF	O ₃	GB	0,352 abcd	1,213 abc	0,489 abc	2,05 abcd
+80	NF	GB	0,299 ab	1,180 ab	0,399 a	1,87 a
+160	NF	GB	0,432 defg	1,646 de	0,462 abc	2,54 de
+320	NF	GB	0,353 abcd	1,348 bcd	0,474 abc	2,17 abcd
+320	O ₃	GB	0,507 g	1,717 e	0,531 bc	2,75 e
NF	NF	TS	0,276 a	0,974 a	0,438 ab	1,69 a
NF	O ₃	TS	0,368 bcde	1,210 abc	0,464 abc	2,04 abc
+80	NF	TS	0,413 def	1,562 de	0,497 bc	2,47 cde
+160	NF	TS	0,467 fg	1,730 e	0,495 bc	2,69 e
+320	NF	TS	0,391 cdef	1,515 cde	0,521 bc	2,43 bcde
+320	O ₃	TS	0,441 efg	1,688 e	0,549 c	2,68 e
Block			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			***	***	**	***
O ₃			***	***	*	***
H ₂ O			n.s.	n.s.	*	n.s.
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			**	**	(*)	*
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-31

Trockengewichte der unterirdischen Biomassen zum WS 65 im Jahr 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte der gesamten oberirdischen (OBM) und unterirdischen Biomassen (UBM), des Anteils der UBM an der Gesamtbiomasse (UBM_{Anteil}) und der Verhältnisse von oberirdischer Biomasse zur Wurzelbiomasse (OBM/UBM), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO_2 und Block: gesamte Datensätze; Faktor O_3 : CO_2 -Stufen NF und +320; n = 2 Reihen à 8-10 Pflanzen pro Block.

Substrat	CO_2	O_3	H_2O	OBM [g / m ²]	UBM [g / m ²]	UBM_{Anteil} [%]	OBM/UBM [g / g]
LS	NF	NF	GB	680 ab	102 a	12,9 ab	6,78 ab
LS	NF	O_3	GB	717 abc	118 abc	14,2 b	6,17 a
LS	+80	NF	GB	654 ab	120 abc	15,6 b	5,47 a
LS	+160	NF	GB	889 de	145 bcde	14,2 b	6,12 a
LS	+320	NF	GB	761 bcd	122 abc	13,9 ab	6,26 a
LS	+320	O_3	GB	964 e	151 cde	13,7 ab	6,49 a
LS	NF	NF	TS	589 a	97 a	13,9 ab	6,23 a
LS	NF	O_3	TS	715 abc	124 abcd	14,8 b	5,84 a
LS	+80	NF	TS	865 cde	112 ab	11,3 a	8,13 b
LS	+160	NF	TS	942 e	168 e	15,1 b	5,71 a
LS	+320	NF	TS	849 cde	138 bcde	13,9 ab	6,35 a
LS	+320	O_3	TS	937 e	156 de	14,3 b	6,07 a
Block				n.s.	*	(*)	*
CO_2				***	***	n.s.	n.s.
O_3				*	*	n.s.	n.s.
H_2O				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
$CO_2 * O_3$				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
$CO_2 * H_2O$				(*)	n.s.	*	**
$O_3 * H_2O$				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-32

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 92 im Jahr 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm und Ähre, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor O₃: ohne CO₂-Stufen +80 und +160; n = 8 Mischproben aus 5 Pflanzen pro Block, Behandlungen NF, +80, O₃ und +320: nur ein Block in Auswertung.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	Ähre [g/Pflanze]	OBM [g/Pflanze]
NF	NF	GB	0,375 abc	1,20 abc	1,98 abc	3,56 abcd
NF	O ₃	GB	0,409 abcd	1,22 abc	1,80 abc	3,43 abc
+80	NF	GB	0,395 abcd	1,42 bcd	2,21 bc	4,03 bcd
+160	NF	GB	0,418 bcd	1,44 cd	2,31 c	4,17 cd
+320	NF	GB	0,366 abc	1,27 abc	1,87 abc	3,51 abc
+320	O ₃	GB	0,489 d	1,59 d	2,27 c	4,35 abc
NF	NF	TS	0,348 ab	1,06 a	1,66 ab	3,07 a
NF	O ₃	TS	0,361 abc	1,11 ab	1,82 abc	3,29 ab
+80	NF	TS	0,327 ab	1,03 a	1,49 a	2,85 a
+160	NF	TS	0,391 abc	1,17 ab	1,90 abc	3,46 abc
+320	NF	TS	0,459 cd	1,62 d	2,22 bc	4,30 cd
+320	O ₃	TS	0,320 a	1,16 ab	1,73 ab	3,21 a
Block			***	***	*	**
CO ₂			n.s.	**	(*)	*
O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O			***	***	***	***
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃ * H ₂ O			***	**	(*)	**

Tab. A-33

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 31 im Jahr 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm und Ähre, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. n = 20 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	OBM [g/Pflanze]
NF	NF	GB	0,300 a	0,215 b	0,515 a
NF	O ₃	GB	0,298 a	0,181 a	0,479 a
+160	NF	GB	0,328 ab	0,261 c	0,586 b
+160	O ₃	GB	0,362 b	0,288 c	0,650 b
+320	NF	GB	0,330 ab	0,274 c	0,604 b
+320	O ₃	GB	0,360 b	0,289 c	0,649 b
Block			**	**	**
CO ₂			**	***	***
O ₃			(*)	n.s.	n.s.
CO ₂ * O ₃			n.s.	*	n.s.

Tab. A-34

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 65 im Jahr 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm und Ähre, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. n = 20 pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	Ähre [g/Pflanze]	OBM [g/Pflanze]
NF	NF	GB	0,431 abc	1,204 b	0,408 bc	2,042 bc
NF	O ₃	GB	0,452 bc	1,172 b	0,369 ab	1,993 bc
+160	NF	GB	0,464 bc	1,455 e	0,473 de	2,391 e
+160	O ₃	GB	0,448 bc	1,388 cde	0,475 de	2,311 de
+320	NF	GB	0,459 d	1,410 de	0,519 e	2,388 e
+320	O ₃	GB	0,522 bc	1,635 f	0,511 e	2,668 f
NF	NF	TS	0,449 bc	1,008 a	0,388 abc	1,845 ab
NF	O ₃	TS	0,389 a	0,861 a	0,351 a	1,602 a
+160	NF	TS	0,412 ab	1,239 bc	0,444 cd	2,094 cd
+160	O ₃	TS	0,427 abc	1,301 bcd	0,439 cd	2,167 cde
+320	NF	TS	0,453 bc	1,414 de	0,476 de	2,344 e
+320	O ₃	TS	0,481 cd	1,435 de	0,475 de	2,391 e
Block			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			***	***	***	***
O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O			*	***	*	***
CO ₂ * O ₃			(*)	*	n.s.	(*)
CO ₂ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-35

Trockengewichte der oberirdischen Biomassen zum WS 92 im Jahr 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Trockengewichte von Blatt, Halm und Ähre, sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. n = 8 Mischproben aus 5 Pflanzen pro Block.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt [g/Pflanze]	Halm [g/Pflanze]	Ähre [g/Pflanze]	OBM [pro Pflanze]
NF	NF	GB	0,305 a	0,907 abc	1,745 abc	2,96 abc
NF	O ₃	GB	0,343 abc	0,932 bcd	1,806 bcd	3,08 bcd
+160	NF	GB	0,339 abc	1,082 de	2,196 ef	3,62 de
+160	O ₃	GB	0,367 bc	1,142 e	2,442 f	3,95 e
+320	NF	GB	0,341 abc	1,084 de	2,114 def	3,56 de
+320	O ₃	GB	0,342 abc	1,170 e	2,479 f	3,99 e
NF	NF	TS	0,369 bc	0,936 bcd	1,488 ab	2,79 ab
NF	O ₃	TS	0,341 abc	0,767 a	1,414 a	2,52 a
+160	NF	TS	0,314 ab	0,841 ab	1,656 abc	2,81 ab
+160	O ₃	TS	0,331 abc	0,911 abc	1,673 abc	2,91 abc
+320	NF	TS	0,340 abc	1,059 cde	1,858 cde	3,26 bcd
+320	O ₃	TS	0,373 c	1,089 de	1,989 cde	3,45 cde
Block			**	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			n.s.	***	***	***
O ₃			(*)	n.s.	(*)	n.s.
H ₂ O			n.s.	***	***	***
CO ₂ * O ₃			n.s.	(*)	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			**	**	*	**
O ₃ * H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-36

Kornerträge im Jahr 1994. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Ertragsparameter Kornzahl (Kornz), Korngewicht (Korng), Tausendkorngewicht (TKG), Hektarertrag (Kornha) und des Ernteindex (HI), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Bei Faktoren CO₂ und Block: gesamte Datensätze; Faktor O₃ : CO₂ -Stufen NF und +320; Faktor H₂O : nur Substrat IS; n = 10 pro Block. Parameter TKG und Kornha bei 13 % Wassergehalt.

Substrat	CO ₂	O ₃	H ₂ O	Kornz [Anzahl/ Pflanze]	Korng [g/ Pflanze]	TKG [g]	Kornha [dt ha ⁻¹]	HI []
ED 73	NF	NF	GB	197 cde	7,51 gh	43,6 de	108,2 gh	0,48 cdefg
ED 73	NF	O ₃	GB	176 abc	6,31 ef	40,8 d	90,9 ef	0,47 bcde
ED 73	+80	NF	GB	225 efg	8,91 jk	45,0 e	128,2 jk	0,47 bcdefg
ED 73	+160	NF	GB	229 ef	9,14 jk	45,7 e	131,6 jk	0,47 bcdef
ED 73	+320	NF	GB	219 ef	8,20 hij	41,6 d	118,0 hij	0,42 a
ED 73	+320	O ₃	GB	257 gh	9,40 k	41,4 d	135,3 k	0,45 abc
LS	NF	NF	GB	224 ef	6,97 fg	34,6 c	100,3 fg	0,49 efghi
LS	NF	O ₃	GB	217 def	5,60 de	29,6 b	80,7 de	0,49 efghi
LS	+80	NF	GB	250 fgh	7,77 ghi	35,4 c	111,8 ghi	0,50 ghi
LS	+160	NF	GB	242 fg	7,61 gh	36,0 c	109,5 gh	0,51 hi
LS	+320	NF	GB	296 i	9,04 jk	34,9 c	130,1 jk	0,50 fghi
LS	+320	O ₃	GB	275 hi	8,78 ijk	36,2 c	126,4 ijk	0,51 i
LS	NF	NF	TS	154 ab	4,70 bcd	35,0 c	67,6 bcd	0,51 hi
LS	NF	O ₃	TS	152 a	3,15 a	23,8 a	45,4 a	0,45 ab
LS	+80	NF	TS	168 abc	3,85 ab	26,1 a	55,4 ab	0,45 abcd
LS	+160	NF	TS	185 bcd	4,18 abc	25,8 a	60,2 abc	0,47 bcde
LS	+320	NF	TS	179 abc	5,46 de	34,4 c	78,6 de	0,48 defgh
LS	+320	O ₃	TS	199 cde	5,08 cd	29,5 b	73,1 cd	0,48 efghi
Block				*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Substrat				***	*	***	*	***
CO ₂				***	***	n.s.	***	n.s.
O ₃				n.s.	(*)	***	(*)	n.s.
H ₂ O				***	***	***	***	***
CO ₂ * O ₃				n.s.	*	**	*	*
CO ₂ * H ₂ O				n.s.	*	***	*	n.s.
O ₃ * H ₂ O				n.s.	n.s.	***	n.s.	(*)

Tab. A-37

Kornerträge im Jahr 1995. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Ertragsparameter Kornzahl (Kornz), Korngewicht (Korng), Tausendkorngewicht (TKG), Hektarertrag (Kornha) und des Ernteindex (HI) sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. Faktor O₃: ohne CO₂ -Stufen +80 und +160; n = 8 Mischproben aus 5 Pflanzen pro Block, Behandlungen NF, +80, O₃ und +320: nur ein Block in Auswertung. Parameter TKG und Kornha bei 13 % Wassergehalt.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Kornz [Anzahl]	Korng [g /Pfl.]	TKG [g]	Kornha [dt ha ⁻¹]	HI []
NF	NF	GB	52,9 abc	1,56 abc	33,6 abcd	61,7 abc	0,44 abcd
NF	O ₃	GB	54,7 abcd	1,36 ab	27,9 a	54,0 ab	0,40 ab
+80	NF	GB	57,7 bcd	1,72 bc	34,0 abcd	68,1 bc	0,43 abcd
+160	NF	GB	58,0 cd	1,85 c	36,0 a	73,3 c	0,44 d
+320	NF	GB	49,0 abc	1,47 abc	33,6 abcd	58,2 abc	0,42 abcd
+320	O ₃	GB	65,0 d	1,74 bc	30,1 ab	68,9 bc	0,40 abc
NF	NF	TS	42,1 a	1,31 ab	35,2 bcd	51,8 ab	0,43 abcd
NF	O ₃	TS	46,0 ab	1,47 abc	35,8 cd	58,0 abc	0,45 bd
+80	NF	TS	41,1 a	1,12 a	30,2 abc	44,4 a	0,39 a
+160	NF	TS	46,4 ab	1,53 abc	37,3 d	60,7 abc	0,44 d
+320	NF	TS	60,9 cd	1,73 bc	32,0 abcd	68,6 bc	0,40 abcd
+320	O ₃	TS	44,2 a	1,38 ab	35,0 cd	54,5 ab	0,43 abcd
Block			*	*	n.s.	*	n.s.
CO ₂			n.s.	*	**	*	**
O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O			***	**	*	**	n.s.
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			n.s.	n.s.	*	n.s.	(*)
O ₃ * H ₂ O			**	n.s.	**	n.s.	**

Tab. A-38

Kornerträge im Jahr 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Ertragsparameter Kornzahl (Kornz), Korngewicht (Korng), Tausendkorngewicht (TKG), Hektarertrag (Kornha) und des Ernteindex (HI), sowie Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. n = 8 Mischproben aus 5 Pflanzen pro Block. Parameter TKG und Kornha bei 13 % Wassergehalt.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Kornz [Anzahl]	Korng [g /Pfl.]	TKG [g]	Kornha [dt ha ⁻¹]	HI []
NF	NF	GB	43,0 bcd	1,42 bc	37,4 bc	56,2 bc	0,48 cde
NF	O ₃	GB	47,6 def	1,42 bc	34,1 ab	56,2 bc	0,46 bcd
+160	NF	GB	47,8 def	1,78 def	42,4 de	70,6 def	0,49 ef
+160	O ₃	GB	52,0 ef	2,00 ef	44,5 e	79,1 ef	0,51 ef
+320	NF	GB	46,5 cdef	1,75 de	42,4 de	69,1 de	0,49 def
+320	O ₃	GB	54,2 f	2,05 f	43,1 de	81,3 f	0,51 f
NF	NF	TS	38,8 abc	1,14 ab	32,3 a	45,0 ab	0,40 a
NF	O ₃	TS	33,8 a	1,09 a	36,5 abc	43,3 a	0,44 b
+160	NF	TS	36,0 ab	1,35 abc	42,4 de	53,5 abc	0,48 cde
+160	O ₃	TS	37,0 ab	1,32 abc	40,4 cde	52,4 abc	0,45 bc
+320	NF	TS	44,2 bcde	1,44 c	37,5 bc	57,1 c	0,44 b
+320	O ₃	TS	46,0 cdef	1,59 cd	39,4 cd	63,1 cd	0,46 bc
Block			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂			***	***	***	***	***
O ₃			n.s.	(*)	n.s.	(*)	n.s.
H ₂ O			***	***	**	***	***
CO ₂ * O ₃			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O			*	(*)	n.s.	(*)	n.s.
O ₃ * H ₂ O			*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-39

Wachstums- und Biomasseparameter zum WS 75 im Jahr 1996. Mittelwerte und relative CO₂ – Effekte der aufgeführten Parameter zum Zeitpunkt der Tagesgangbestimmungen an getopften Pflanzen vom 15./16. 7. 1996, sowie Ergebnisse der ANOVA (P-Werte) der Faktoren Block, CO₂ und Erntetermin. n = 8 pro Block (Werte für drei Pflanzen je Topf, 8 Erntetermine über 24 h). LA: Blattfläche, LAI: Blattflächenindex, OBM: Oberirdische Biomasse, UBM: unterirdische Biomasse, BM: UBM + OBM, FG: Frischgewicht, TG: Trockengewicht.

Werte von 3 Pfl. je Topf	Einheit	NF	+320	CO ₂ - Effekt [%]	ANOVA		
					Block	CO ₂	Ernte
Halme mit blühenden Ähren							
Peduncle - TG	[g/Topf]	1,58	2,73	72,9	(*)	***	n.s.
Resthalm - TG	[g/Topf]	2,59	4,91	89,9	*	***	n.s.
Anteil Peduncle am Halm	[%]	38,0	35,9	-5,7	n.s.	*	n.s.
Gesamtpflanzen							
max. Halmlänge	[cm]	89,3	97,9	9,7	n.s.	**	n.s.
Halmzahl	[Topf ⁻¹]	11,6	14,9	28,6	n.s.	***	n.s.
Ährenzahl	[Topf ⁻¹]	6,69	8,88	32,7	n.s.	***	n.s.
LA _{grün}	[cm ² /Topf]	434	539	24,2	n.s.	***	n.s.
LAI _{grün}	[m ² /m ²]	2,64	3,28	24,2	n.s.	***	n.s.
LA _{gesamt}	[cm ² /Topf]	480	609	26,8	n.s.	***	n.s.
%gelb	[%]	9,38	11,53	22,9	n.s.	n.s.	*
Blatt – TG	[g/Topf]	3,26	3,45	5,9	n.s.	n.s.	n.s.
Halm – TG	[g/Topf]	5,25	8,96	70,6	*	***	n.s.
Ähre – TG	[g/Topf]	2,27	3,51	54,9	*	***	n.s.
OBM – TG	[g/Topf]	10,8	15,9	47,8	n.s.	***	n.s.
OBM: FG/TG	[g/g]	3,41	3,26	-4,3	n.s.	n.s.	n.s.
UBM – TG	[g/Topf]	0,91	1,32	45,7	n.s.	***	n.s.
Anteil UBM an BM	[%]	8,52	8,32	-2,4	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. A-40

Wachstums- und Biomasseparameter zum WS 80 im Jahr 1996. Mittelwerte und relative CO₂ – Effekte der aufgeführten Parameter zum Zeitpunkt der Tagesgangbestimmungen an getopften Pflanzen vom 23./24. 7. 1996, sowie Ergebnisse der ANOVA (P-Werte) der Faktoren Block, CO₂ und Erntetermin. n = 8 pro Block (Werte für drei Pflanzen je Topf, 8 Erntetermine über 24 h). LA: Blattfläche, LAI: Blattflächenindex, OBM: Oberirdische Biomasse, FG: Frischgewicht, TG: Trockengewicht.

Werte von 3 Pfl. je Topf	Einheit	NF	+320	CO ₂ - Effekt [%]	ANOVA		
					Block	CO ₂	Ernte
Halme mit blühenden Ähren							
Peduncle - TG	[g/Topf]	2,25	3,44	52,5	n.s.	***	n.s.
Resthalm - TG	[g/Topf]	3,52	5,96	69,4	n.s.	***	n.s.
Anteil Peduncle am Halm	[%]	39,4	37,4	-5,1	n.s.	n.s.	n.s.
Gesamtplanzen							
max. Halmlänge	[cm]	90,6	99,6	9,9	n.s.	**	n.s.
Halmzahl	[Topf ⁻¹]	12,19	14,88	22,1	(*)	***	n.s.
Ährenzahl	[Topf ⁻¹]	6,19	7,81	26,3	(*)	***	n.s.
LA _{grün}	[cm ² /Topf]	422	455	7,7	*	(*)	n.s.
LAI _{grün}	[m ² /m ²]	2,57	2,76	7,7	*	(*)	n.s.
LA _{gesamt}	[cm ² /Topf]	476	546	14,7	*	**	n.s.
%gelb	[%]	11,1	16,6	49,2	n.s.	**	n.s.
Blatt – TG	[g/Topf]	2,81	3,02	7,6	(*)	n.s.	n.s.
Halm – TG	[g/Topf]	6,37	10,48	64,5	(*)	***	n.s.
Ähre – TG	[g/Topf]	4,11	7,39	79,8	***	***	n.s.
OBM – TG	[g/Topf]	13,3	20,9	57,2	*	***	n.s.
OBM: FG/TG	[g/g]	3,18	2,88	-9,3	(*)	***	n.s.

Tab. A-41

Ertrags- und Biomasseparameter zum WS 92 im Jahr 1996. Mittelwerte, Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau zeilenweise) und relative CO₂ – Effekte der aufgeführten Parameter zur Kornreife (06.09.1996, Topfpflanzen), sowie Ergebnisse der ANOVA (P-Werte) der Faktoren Block und CO₂ (ANOVA ohne O₃ – Behandlungen). n = 15 pro Block (Werte für Einzelpflanzen bei 3 Pflanzen je Topf). Behandlungen NF und +320: zwei OTC in Auswertung, Behandlung O₃ und +320 / O₃: eine OTC in Auswertung. Parameter Tausendkorngewicht (TKG) und Kornertrag (Kornha) bei 13 % Wassergehalt. OBM: Oberirdische Biomasse, HI: Harvestindex, FG: Frischgewicht, TG: Trockengewicht.

Werte von Einzelpflanzen	Einheit	NF	+320	CO ₂ - Effekt [%]	O ₃	+320/O ₃	ANOVA Block CO ₂	
Hauptstängel								
Halmlänge	[cm]	83,7 c	90,7 d	8,4	60,9 a	70,0 b	n.s.	***
Blatt-TG	[g /Topf]	0,28	0,29	1,9	0,27	0,31	*	n.s.
Halm-TG	[g /Topf]	0,84 b	1,00 c	19,6	0,58 a	0,76 a	n.s.	***
Ähre-TG	[g / Topf]	2,08 b	2,26 b	8,8	1,41 a	1,42 a	n.s.	(*)
Kornzahl	[Topf ⁻¹]	39,2 b	40,8 b	4,2	26,9 a	27,0 a	n.s.	n.s.
Korn-TG	[g / Topf]	1,76 b	1,91 b	8,3	1,16 a	1,12 a	n.s.	(*)
Nebentriebe								
Blatt-TG	[g / Topf]	0,38 a	0,50 b	32,7	0,28 a	0,35 a	n.s.	*
Halm-TG	[g/ Topf]	0,77 b	1,37 c	77,0	0,35 a	0,77 b	n.s.	***
Ähre-TG	[g/ Topf]	1,82 b	3,12 c	71,4	0,74 a	1,57 b	n.s.	***
Kornzahl	[Topf ⁻¹]	38,7 b	58,3 c	50,9	17,4 a	32,6 ab	n.s.	**
Korn-TG	[g/g]	1,48 b	2,52 c	70,6	0,53 a	1,16 ab	n.s.	***
Gesamtpflanze								
Halmzahl	[Topf ⁻¹]	3,83 a	4,40 ab	14,8	5,27 bc	5,67 c	(*)	*
Ährenzahl	[Topf ⁻¹]	2,33 a	2,90 b	24,3	2,47 a	2,93 b	n.s.	**
Blatt-TG	[g / Topf]	0,66 a	0,79 b	19,6	0,55 a	0,65 a	*	*
Halm-TG	[g / Topf]	1,61 b	2,37 c	47,2	0,92 a	1,53 b	n.s.	***
Ähre-TG	[g / Topf]	3,90 b	5,38 c	38,0	2,16 a	2,99 b	n.s.	***
OBM-TG	[g / Topf]	6,17 b	8,53 c	38,4	3,63 a	5,17 b	n.s.	***
Kornzahl	[Topf ⁻¹]	77,9 b	99,2 c	27,4	44,3 a	59,7 b	n.s.	**
Korn-TG	[g / Topf]	3,24 b	4,43 c	36,7	1,69 a	2,28 b	n.s.	***
TKG	[g / Topf]	47,3 ab	50,7 b	7,3	45,4 ab	44,8 a	*	(*)
HI	[g / g]	0,52 b	0,52 b	-1,4	0,47 a	0,43 a	n.s.	n.s.
Kornha	[dt / ha]	67,0 b	91,8 c	36,7	35,0 a	47,3 a	n.s.	***

Tab. A-42

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen im Fahnenblatt, Tag1. Einfluß verschiedener atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen (NF: Kontrolle; +320: +320 ppm CO₂) auf die WSC-Konzentrationen im Fahnenblattgewebe im Tagesgang (Tag1: 21. / 22. 07. 1995). Bezug auf Trockengewicht, SA: Standardabweichung, n = 2 pro Block, 2 Blöcke. ANOVA über die Faktoren Block, Erntezeitpunkt (Termin) und CO₂ – Konzentration (CO₂).

CO ₂	Termin	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccharose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	WSC gesamt [mg / g]	CO ₂ - Effekt [%]
NF	08:15	4,18	13,76	98,10	10,49	9,53	136,1	
	SA: ±	0,62	4,23	19,93	2,25	1,04	26,7	
NF	11:15	2,35	15,08	141,33	11,60	8,04	178,4	
	SA: ±	0,97	6,27	19,48	4,28	2,95	12,4	
NF	13:45	2,43	8,51	205,56	15,43	10,52	242,5	
	SA: ±	1,07	3,61	78,73	4,82	4,88	89,4	
NF	15:45	3,31	21,66	211,47	11,27	9,79	257,5	
	SA: ±	1,93	11,56	46,88	5,11	1,77	48,1	
NF	17:45	4,82	32,61	170,02	17,69	10,93	236,1	
	SA: ±	5,03	35,27	51,32	6,60	2,19	90,0	
NF	20:15	1,63	12,49	144,85	17,07	11,89	187,9	
	SA: ±	0,95	7,99	64,93	5,22	2,66	75,5	
NF	00:25	2,76	13,73	107,69	14,40	10,16	148,7	
	SA: ±	1,16	9,09	27,94	5,23	4,53	43,9	
NF	05:15	2,75	12,61	82,37	11,88	11,57	121,2	
	SA: ±	0,42	4,17	5,11	2,10	3,69	9,6	
+320	08:15	5,84	13,60	85,94	14,42	12,14	131,9	-3,0
	SA: ±	2,83	2,74	15,06	3,56	4,65	5,8	
+320	11:15	4,47	14,68	148,08	19,76	13,78	200,8	12,5
	SA: ±	1,18	6,88	27,24	6,25	2,09	39,3	
+320	13:45	2,70	13,08	175,04	16,25	12,04	219,1	-9,6
	SA: ±	0,90	4,21	18,12	7,51	2,35	4,5	
+320	15:45	5,60	21,38	245,03	17,15	11,62	300,8	16,8
	SA: ±	6,65	23,72	60,50	10,05	5,86	105,4	
+320	17:45	5,59	22,54	243,57	32,99	13,64	318,3	34,8
	SA: ±	3,22	15,29	95,23	21,21	6,73	133,8	
+320	20:15	4,40	15,72	215,52	23,98	13,25	272,9	45,2
	SA: ±	1,54	4,53	51,40	4,67	2,76	53,9	
+320	00:25	4,38	16,75	141,18	20,65	13,01	196,0	31,8
	SA: ±	2,52	16,27	66,16	8,52	2,39	94,2	
+320	05:15	4,46	19,18	90,30	15,35	12,09	141,4	16,7
	SA: ±	1,72	8,49	13,41	3,01	2,63	18,0	
alle Termine:								
NF		3,05	16,56	143,22	13,67	10,30	186,8	
+320		4,71	17,37	170,59	20,39	12,74	225,8	20,9
ANOVA								
Block		*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Termin		n.s.	n.s.	***	(*)	n.s.	***	
CO ₂		*	n.s.	n.s.	**	**	n.s.	

Tab. A-43

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen im Halm, Tag1. Einfluss verschiedener atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen (NF: Kontrolle; +320: +320ppm CO₂) auf die Gesamt-WSC-Konzentrationen im Halmgewebe im Tagesgang (Tag1: 21. / 22. 07. 1995). Angaben in mg WSC gesamt pro g Trockengewicht, SA: Standardabweichung, n = 2 pro Block, 2 Blöcke. ANOVA über die Faktoren Block, Erntezeitpunkt (Termin) und CO₂ – Konzentration (CO₂).

CO ₂	Termin	Peduncle [mg / g]	Resthalm [mg / g]	Halm gesamt [mg / g]	CO ₂ –Effekt [%]
NF	08:15	39,4	36,2	37,8	
	SA: ±	8,4	16,7	12,6	
NF	11:15	n.b.	n.b.	49,4	
	SA: ±			21,2	
NF	13:45	n.b.	n.b.	26,8	
	SA: ±			5,5	
NF	15:45	n.b.	n.b.	45,5	
	SA: ±			12,5	
NF	17:45	n.b.	n.b.	60,1	
	SA: ±			19,8	
NF	20:15	74,5	96,9	88,0	
	SA: ±	11,0	26,4	19,8	
NF	00:25	n.b.	n.b.	44,3	
	SA: ±			12,7	
NF	05:15	n.b.	n.b.	44,3	
	SA: ±			20,9	
+320	08:15	46,1	70,3	62,0	64,2
	SA: ±	18,7	52,0	34,2	
+320	11:15	n.b.	n.b.	82,7	67,5
	SA: ±			13,2	
+320	13:45	n.b.	n.b.	111,6	316,5
	SA: ±			62,1	
+320	15:45	n.b.	n.b.	102,9	126,1
	SA: ±			57,3	
+320	17:45	n.b.	n.b.	85,8	42,8
	SA: ±			80,1	
+320	20:15	80,8	132,2	113,1	28,6
	SA: ±	18,9	36,7	29,5	
+320	00:25	n.b.	n.b.	93,1	110,2
	SA: ±			26,8	
+320	05:15	n.b.	n.b.	75,1	69,5
	SA: ±			40,7	
alle Termine					
NF		56,9	66,6	49,5	
+320		63,4	101,2	90,8	83,4
ANOVA					
Block		n.s.	n.s.	n.s.	
Termin		***	**	n.s.	
CO ₂		n.s.	n.s.	***	

Tab. A-44

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen im Blattgewebe, Tag2. Einfluss verschiedener atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen (NF: Kontrolle; +320: +320ppm CO₂) und der Wasserversorgung (GB: gut bewässert, TS: Trockenstress) auf die WSC- und Stärke- Konzentrationen im Blattgewebe (Fahne und Fahne-1) im Tagesgang zum WS 69 (Tag2: 10. / 11. 07. 1996). Bezug auf Trockengewicht, SA: Standardabweichung, WSC-Fraktionen: n = 2 pro Block, Stärke: n = 1 pro Block; 2 Blöcke. ANOVA über die Faktoren Block, Erntezeitpunkt (Termin) und CO₂ – Konzentration (CO₂).

10. / 11. 07. 1996 Termin	CO ₂	H ₂ O	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccha- rose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	WSC gesamt [mg / g]	Stärke [mg / g]
14:15 Uhr	NF	TS	4,56	7,67	72,65	27,75	20,32	133,0	0,00
SA: ±			5,81	6,07	8,69	6,22	5,72	30,4	n.b.
	+320	TS	4,36	12,86	69,70	28,24	22,55	137,7	0,30
SA: ±			1,60	3,67	13,85	8,19	6,21	32,8	n.b.
	NF	GB	3,13	10,06	72,39	25,35	20,15	131,1	0,04
SA: ±			1,10	0,78	20,27	16,63	13,27	51,9	n.b.
	+320	GB	5,68	14,50	80,58	28,23	24,20	153,2	0,76
SA: ±			3,67	3,50	9,26	4,62	7,10	23,0	n.b.
21:00 Uhr	NF	TS	2,47	5,13	76,75	28,72	21,93	135,0	1,67
SA: ±			1,45	2,53	6,29	7,58	8,30	25,2	n.b.
	+320	TS	5,43	14,59	86,21	30,93	24,25	161,4	3,11
SA: ±			2,64	6,48	4,79	4,28	6,30	13,1	n.b.
	NF	GB	3,01	9,59	75,74	20,48	14,20	123,0	4,49
SA: ±			0,33	2,36	3,83	5,41	4,45	11,9	n.b.
	+320	GB	5,53	15,59	99,20	27,52	19,26	167,1	6,23
SA: ±			1,22	2,37	5,63	2,79	3,41	12,1	n.b.
05:30 Uhr	NF	TS	3,62	9,14	62,62	30,57	27,01	133,0	0,05
SA: ±			2,26	2,47	12,49	9,26	8,28	32,7	n.b.
	+320	TS	4,35	10,22	67,99	34,48	30,48	147,5	0,06
SA: ±			1,22	2,89	4,29	0,98	2,37	4,9	n.b.
	NF	GB	1,85	5,79	54,08	22,08	17,36	101,2	0,00
SA: ±			1,01	2,89	5,91	4,29	6,54	14,7	n.b.
	+320	GB	3,49	11,65	58,80	22,61	21,34	117,9	0,07
SA: ±			1,24	1,44	8,92	4,89	12,07	23,7	n.b.
ANOVA									
Block			n.s.	n.s.	(*)	*	*	*	n.s.
Termin			n.s.	n.s.	***	n.s.	n.s.	(*)	***
CO ₂			*	***	*	n.s.	n.s.	*	n.s.
H ₂ O			n.s.	n.s.	n.s.	**	*	n.s.	n.s.

Tab. A-45

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen im Blattgewebe, Tag3. Einfluss verschiedener atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen (NF: Kontrolle; +320: +320ppm CO₂) auf die WSC- Konzentrationen im Blattgewebe (Fahne und Fahne-1) im Tagesgang zum WS 75 (Tag3: 15. / 16. 07. 1996). Bezug auf Trockengewicht, n = 1 pro Block, 2 Blöcke. CO₂ – Effekt bezogen auf Gesamt-WSC (NF = 100%). ANOVA über die Faktoren Block, Erntezeitpunkt (Termin) und CO₂ – Konzentration (CO₂).

CO ₂	Termin	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccharose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	Gesamt- WSC [mg / g]	CO ₂ - effekt [%]
NF	08:40	2,13	7,79	40,52	8,18	6,81	65,4	
NF	11:25	1,36	10,70	77,54	10,34	4,59	104,5	
NF	14:50	2,44	14,27	102,71	11,90	7,87	139,2	
NF	18:35	2,41	16,62	111,21	8,47	3,27	142,0	
NF	21:25	4,02	22,22	120,75	12,90	7,74	167,6	
NF	01:35	2,38	18,58	77,24	10,03	4,62	112,9	
NF	05:40	3,41	23,94	68,77	8,86	7,58	112,6	
NF	08:40	1,67	14,25	47,34	7,91	6,13	77,3	
+320	08:40	1,81	10,17	53,77	12,57	9,99	88,3	+ 35,0
+320	11:25	2,09	11,34	81,63	9,16	4,36	108,6	+ 3,9
+320	14:50	3,02	12,81	123,15	10,13	7,14	156,3	+ 12,3
+320	18:35	4,45	20,06	110,66	10,14	4,12	149,4	+ 5,2
+320	21:25	4,30	20,79	127,97	13,38	8,14	174,6	+ 4,1
+320	01:35	4,84	27,51	105,94	13,74	6,57	158,6	+ 40,5
+320	05:40	5,05	23,19	63,36	8,40	7,05	107,0	- 4,9
+320	08:40	3,83	25,54	59,50	10,89	7,73	107,5	+ 39,1
alle Termine:								
NF		2,48	16,05	80,76	9,82	6,08	115,2	
+320		3,68	18,93	90,75	11,05	6,89	131,3	+ 14,0
ANOVA								
Block		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Termin		n.s.	**	***	n.s.	**	***	
CO ₂		*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	

Tab. A-46

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen im Peduncle, Tag3. Einfluss verschiedener atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen (NF: Kontrolle; +320: +320ppm CO₂) auf die WSC- Konzentrationen im Peduncle (oberster Halmabschnitt inkl. oberstem Knoten) im Tagesgang zum WS 75 (Tag3: 15. / 16. 07. 1996). Bezug auf Trockengewicht, n = 1 pro Block, 2 Blöcke. CO₂ – Effekt bezogen auf Gesamt-WSC (NF = 100%). ANOVA über die Faktoren Block, Erntezeitpunkt (Termin) und CO₂ – Konzentration (CO₂).

CO ₂	Termin	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccharose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	Gesamt- WSC [mg / g]	CO ₂ - effekt [%]
NF	08:40	3,15	40,04	50,82	24,07	10,56	128,7	
NF	11:25	6,62	45,60	54,78	14,15	5,32	126,5	
NF	14:50	10,80	62,07	64,86	15,90	8,63	162,3	
NF	18:35	9,27	54,56	69,43	13,14	5,09	151,5	
NF	21:25	10,56	59,57	81,90	18,41	6,62	177,1	
NF	01:35	10,87	55,74	68,19	18,74	8,40	161,9	
NF	05:40	5,21	49,85	53,41	23,36	8,17	140,0	
NF	08:40	11,00	60,98	59,87	18,37	4,28	154,5	
+320	08:40	6,29	44,87	43,14	25,29	10,94	130,5	+ 1,5
+320	11:25	5,50	38,07	49,71	16,78	6,52	116,6	- 7,8
+320	14:50	6,65	46,60	61,66	17,16	7,20	139,3	- 14,2
+320	18:35	14,57	57,48	63,22	11,49	4,41	151,2	- 0,2
+320	21:25	19,08	73,70	74,76	12,28	5,98	185,8	+4,9
+320	01:35	19,86	80,77	70,77	12,58	3,89	187,9	+16,0
+320	05:40	16,64	71,95	58,56	13,91	5,97	167,0	+ 19,3
+320	08:40	21,06	78,39	65,46	14,97	2,95	182,8	+ 18,3
alle Termine:								
NF		8,44	53,55	62,91	18,27	7,13	150,3	
+320		13,71	61,48	60,91	15,56	5,98	157,6	+ 4,9
ANOVA								
Block		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Termin		*	*	***	*	***	***	
CO ₂		*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	

Tab. A-47

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen im Resthalm, Tag3. Einfluss verschiedener atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen (NF: Kontrolle; +320: +320ppm CO₂) auf die WSC- Konzentrationen im Resthalm (Halmabschnitte ohne Peduncle) im Tagesgang zum WS 75 (Tag3: 15. / 16. 07. 1996). Bezug auf Trockengewicht, n = 1 pro Block, 2 Blöcke. CO₂ – Effekt bezogen auf Gesamt-WSC (NF = 100%). ANOVA über die Faktoren Block, Erntezeitpunkt (Termin) und CO₂ – Konzentration (CO₂).

CO ₂	Termin	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccharose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	Gesamt- WSC [mg / g]	CO ₂ - effekt [%]
NF	08:40	7,46	97,48	100,45	15,67	10,27	231,3	
NF	11:25	7,46	93,34	106,13	11,80	5,75	224,5	
NF	14:50	14,13	102,73	86,57	6,27	5,54	215,2	
NF	18:35	11,94	103,99	99,72	5,06	2,40	223,1	
NF	21:25	21,24	119,93	91,36	4,10	3,62	240,2	
NF	01:35	12,91	108,52	87,11	6,35	2,76	217,7	
NF	05:40	7,09	101,18	101,42	10,23	6,04	226,0	
NF	08:40	14,92	112,37	99,33	12,24	3,10	242,0	
+320	08:40	10,29	104,56	93,98	18,59	11,08	238,5	+ 3,1
+320	11:25	11,80	107,15	101,99	9,34	3,52	233,8	+ 4,2
+320	14:50	10,26	133,66	116,18	9,12	6,83	276,0	+ 28,2
+320	18:35	27,54	152,00	91,29	5,20	2,72	278,7	+ 24,9
+320	21:25	11,86	119,37	107,99	7,84	4,62	251,7	+ 4,8
+320	01:35	22,96	139,39	89,50	7,88	4,97	264,7	+ 21,6
+320	05:40	29,87	162,81	89,73	7,48	4,33	294,2	+ 30,2
+320	08:40	27,41	148,21	84,05	8,10	3,30	271,1	+ 12,0
alle Termine:								
NF		12,14	104,94	96,51	8,96	4,93	227,5	
+320		19,00	133,39	96,84	9,19	5,17	263,6	+ 15,9
ANOVA								
Block		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Termin		n.s.	n.s.	n.s.	***	***	n.s.	
CO ₂		**	***	n.s.	n.s.	n.s.	***	

Tab. A-49

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen im Blattgewebe, Tag4. Einfluss verschiedener atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen (NF: Kontrolle; +320: +320ppm CO₂) auf die WSC- Konzentrationen im Blattgewebe (Fahne und Fahne-1) im Tagesgang zum WS 80 (Tag4: 23. / 24. 07. 1996). Bezug auf Trockengewicht, n = 1 pro Block, 2 Blöcke. CO₂ – Effekt bezogen auf Gesamt-WSC (NF = 100%). ANOVA über die Faktoren Block, Erntezeitpunkt (Termin) und CO₂ – Konzentration (CO₂).

CO ₂	Termin	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccharose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	Gesamt- WSC [mg / g]	CO ₂ - effekt [%]
NF	08:30	3,86	11,74	58,80	10,50	6,99	91,9	
NF	11:25	2,10	10,29	120,86	25,66	17,88	176,8	
NF	14:35	1,61	10,04	113,95	20,49	11,93	158,0	
NF	17:25	2,49	14,92	117,35	22,53	11,63	168,9	
NF	21:20	2,07	15,51	126,16	24,94	12,80	181,5	
NF	01:45	1,84	17,64	90,10	19,60	10,19	139,4	
NF	05:50	2,43	17,23	69,24	18,27	10,07	117,2	
NF	08:30	1,81	14,01	70,56	17,49	9,45	113,3	
+320	08:30	5,15	22,97	74,25	13,00	8,47	123,8	34,8
+320	11:25	3,13	15,37	135,10	28,12	20,50	202,2	14,4
+320	14:35	3,49	18,20	165,90	35,48	21,19	244,3	54,6
+320	17:25	2,99	17,05	165,74	25,84	14,34	226,0	33,8
+320	21:20	2,98	21,20	149,84	19,62	9,90	203,5	12,2
+320	01:45	4,88	35,90	117,85	26,93	14,75	200,3	43,7
+320	05:50	4,28	26,63	88,13	22,95	14,50	156,5	33,5
+320	08:30	4,20	31,57	101,56	25,07	15,07	177,5	56,6
alle Termine:								
NF		2,28	13,92	95,88	19,93	11,37	143,4	
+320		3,89	23,61	124,80	24,63	14,84	191,8	33,7
ANOVA								
Block		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Termin		n.s.	n.s.	***	*	*	**	
CO ₂		***	***	*	*	(*)	**	

Tab. A-50

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen im Peduncle, Tag4. Einfluss verschiedener atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen (NF: Kontrolle; +320: +320ppm CO₂) auf die WSC- Konzentrationen im Peduncle (oberster Halmabschnitt inkl. oberstem Knoten) im Tagesgang zum WS 80 (Tag4: 23. / 24. 07. 1996). Bezug auf Trockengewicht, n = 1 pro Block, 2 Blöcke. CO₂ – Effekt bezogen auf Gesamt-WSC (NF = 100%). ANOVA über die Faktoren Block, Erntezeitpunkt (Termin) und CO₂ – Konzentration (CO₂).

CO ₂	Termin	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccharose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	Gesamt- WSC [mg / g]	CO ₂ - effekt [%]
NF	08:30	25,95	69,79	94,44	26,68	20,81	237,7	
NF	11:25	22,69	70,68	93,36	25,42	14,75	226,9	
NF	14:35	24,61	73,44	95,17	24,54	18,72	236,5	
NF	17:25	20,36	58,71	99,41	23,75	20,40	222,6	
NF	21:20	18,24	65,42	80,34	23,72	11,14	198,9	
NF	01:45	29,13	79,54	78,44	26,19	14,87	228,2	
NF	05:50	19,93	61,46	75,16	19,04	11,89	187,5	
NF	08:30	16,36	64,88	74,26	23,17	16,04	194,7	
+320	08:30	22,59	76,27	96,13	23,67	16,23	234,9	- 1,2
+320	11:25	30,99	85,08	103,74	20,87	13,98	254,7	+ 12,2
+320	14:35	16,59	63,69	79,51	23,61	13,20	196,6	- 16,9
+320	17:25	26,08	74,61	97,77	20,20	16,14	234,8	+ 5,5
+320	21:20	26,94	78,04	84,44	22,17	13,80	225,4	+ 13,3
+320	01:45	32,35	83,17	84,53	22,77	16,91	239,7	+ 5,1
+320	05:50	18,95	66,98	78,62	19,09	10,47	194,1	+ 3,5
+320	08:30	19,48	73,82	77,06	18,67	12,50	201,5	+ 3,5
alle Termine:								
NF		22,16	67,99	86,32	24,07	16,08	216,6	
+320		24,25	75,21	87,72	21,38	14,15	222,7	+ 2,8
ANOVA								
Block		***	*	n.s.	**	n.s.	*	
Termin		n.s.	n.s.	***	n.s.	(*)	(*)	
CO ₂		n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	

Tab. A-51

Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen im Resthalm, Tag4. Einfluss verschiedener atmosphärischer CO₂ – Konzentrationen (NF: Kontrolle; +320: +320ppm CO₂) auf die WSC- Konzentrationen im Resthalm (Halmabschnitte ohne Peduncle) im Tagesgang zum WS 80 (Tag4: 23. / 24. 07. 1996). Bezug auf Trockengewicht, n = 1 pro Block, 2 Blöcke. CO₂ – Effekt bezogen auf Gesamt-WSC (NF = 100%). ANOVA über die Faktoren Block, Erntezeitpunkt (Termin) und CO₂ – Konzentration (CO₂).

CO ₂	Termin	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccharose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	Gesamt- WSC [mg / g]	CO ₂ - effekt [%]
NF	08:30	38,15	163,80	99,96	18,61	22,40	342,9	
NF	11:25	28,14	146,17	97,98	23,98	27,12	323,4	
NF	14:35	13,59	88,80	62,37	25,55	32,93	223,2	
NF	17:25	19,49	128,74	72,15	19,96	19,56	259,9	
NF	21:20	15,77	74,73	72,55	23,51	40,56	227,1	
NF	01:45	13,64	85,63	64,84	19,22	33,26	216,6	
NF	05:50	19,33	116,75	67,08	24,59	32,59	260,3	
NF	08:30	17,33	113,99	66,58	24,17	26,91	249,0	
+320	08:30	45,59	154,58	103,76	17,08	40,11	361,1	+ 5,3
+320	11:25	35,71	134,92	92,57	27,12	58,62	348,9	+ 7,9
+320	14:35	25,07	130,72	67,13	27,10	40,79	290,8	+ 30,3
+320	17:25	21,43	64,38	77,20	24,52	67,10	254,6	- 2,0
+320	21:20	22,88	77,56	77,10	21,69	55,71	254,9	+ 12,2
+320	01:45	30,86	156,55	73,96	22,86	29,39	313,6	+ 44,8
+320	05:50	29,28	93,67	67,02	26,18	68,39	284,5	+ 9,3
+320	08:30	26,64	120,94	75,58	27,60	43,79	294,5	+ 18,3
alle Termine:								
NF		20,68	114,83	75,44	22,45	29,42	262,8	
+320		29,68	116,67	79,29	24,27	50,49	300,4	+ 14,3
ANOVA								
Block		n.s.	(*)	n.s.	n.s.	(*)	n.s.	
Termin		n.s.	n.s.	***	n.s.	n.s.	(*)	
CO ₂		**	n.s.	n.s.	n.s.	**	*	

Tab. A-52

Chlorophyllkonzentrationen im Fahnenblatt während der Kornfüllung 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der Chlorophyllkonzentrationen und der Chlorophyllabbaurate (Chl_{50}) im Fahnenblatt von *Triticum aestivum* L. cv. Minaret (Bestandespflanzen) während der Kornfüllungsphase im Jahr 1996 (Angaben in mg Chlorophyll a + b m^{-2} Blattfläche, umgerechnete SPAD-Werte, Verwendung der exponentiellen Funktion, siehe Tab. 2.5). Ergebnisse der ANOVA und MANOVA (P-Werte) der genannten Faktoren. 10.07.: n = 6; andere Termine: n = 5. Am 10.07. und 18.07. beschränken sich die Varianzanalysen für CO_2 , O_3 , und H_2O auf die Werte der genannten Kodierungen. Am 18.07. für NF und +320 nur ein Block in Auswertung.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Kode	Datum und thermal time				Chl ₅₀ ¹⁾ [°C d]
				10.07. 99 °C d	18.07. 243 °C d	26.07. 397 °C d	02.08. 541 °C d	
Chlorophyll a + b [mg cm ⁻²]								
NF	NF	GB	1	481 ab	585 de	311 cde	91 a-f	440
NF	O ₃	GB	2	504 b	561 de	367 de	136 a-g	+20
+160	NF	GB	3	433 ab	492 bcde	278 bcd	97 a-g	+20
+160	O ₃	GB	4	-	589 e	396 de	164 a-d,f,g	n.b.
+320	NF	GB	5	457 ab	416 b	147 ab	46 abcd	-100
+320	O ₃	GB	6	480 ab	486 bcd	318 cde	51 a-e	-10
NF	NF	TS	7	583 c	436 bc	196 abc	147 a-g	310
NF	O ₃	TS	8	425 a	524 cde	390 de	201 a,c,g	+200
+160	NF	TS	9	-	-	168 ab	48 a-e	n.b.
+160	O ₃	TS	10	-	-	225 abc	39 abc	n.b.
+320	NF	TS	11	419 a	253 a	109 a	34 ab	-40
+320	O ₃	TS	12	-	-	142 a	30 a	n.b.
Block				(*)	* (ohne 7,11)	n.S.	n.S.	
CO ₂				***	*** (ohne 8)	**	*	
				(1,2,5,6,7,11)				
O ₃				n.S. (1,2,5,6,7,8)	(*) (ohne 11)	***	(*)	
H ₂ O				n.S. (1,2,5,7,8,11)	* (ohne 3,4,6)	**	n.S.	
CO ₂ * O ₃				n.S. (1,2,5,6)	n.S. (1-6)	n.S.	n.S.	
CO ₂ * H ₂ O				** (1,5,7,11)	n.S.	n.S.	*	
					(1,5,7,11)			
O ₃ * H ₂ O				** (1,2,7,8)	(*) (1,2,7,8)	n.S.	n.S.	

1) benötigte Thermal time für einen 50%igen Chlorophyllverlust (Normalschrift) bzw. Differenzen zur Kontrolle (**fette Schrift**)

Tab. A-53**Diurnale Rhythmik der WSC-Konzentrationen unter kontrollierten Klimabedingungen.**

a-c: Mittelwerte der spezifischen Blattflächen (SLA, Bezug auf g Frischgewicht) und WSC-Gehalte der Blätter bei verschiedenen Licht- und Temperaturbedingungen und Erntezeitpunkten während des CSTR- Versuchs im Jahr 1997. N = 3.

d: ANOVA für SLA über die Faktoren Erntezeit (vor / nach Lichtperiode, nach Dunkelperiode), Temperatur (T15, T20, T25), Licht (LL und HL) und CO₂ (+300 und NF); MANOVA für SLA über CO₂ * Temperatur.

a) T15

	SLA [cm ² / g]	Fruktan DP > 20 [mg / m ²]	Fruktan DP 3-20 [mg / m ²]	Saccha- rose [mg / m ²]	Glucose [mg / m ²]	Fructose [mg / m ²]	Gesamt- WSC [mg / m ²]
vor Lichtperiode							
NF / LL	51	17	240	988	97	138	1480
+320 / LL	48	29	629	1477	219	226	2582
NF / HL	45	8	191	1224	167	166	1757
+320 / HL	49	4	188	1167	152	188	1699
nach 15 h Lichtperiode							
NF / LL	51	12	121	945	121	127	1327
+320 / LL	50	29	161	1278	147	156	1772
NF / HL	51	115	817	3396	333	283	4944
+320 / HL	52	74	337	3712	298	276	4698
nach 9 h Dunkelperiode							
NF / LL	53	17	147	701	77	91	1032
+320 / LL	44	15	194	821	133	140	1303
NF / HL	46	34	317	1254	130	149	1884
+320 / HL	46	32	338	1283	204	205	2063

b) T20

	SLA [cm ² / g]	Fruktan DP > 20 [mg / m ²]	Fruktan DP 3-20 [mg / m ²]	Saccha- rose [mg / m ²]	Glucose [mg / m ²]	Fructose [mg / m ²]	Gesamt- WSC [mg / m ²]
vor Lichtperiode							
NF / LL	53	17	147	701	77	91	1032
+320 / LL	44	15	194	821	133	140	1303
NF / HL	46	34	317	1254	130	149	1884
+320 / HL	46	32	338	1283	204	205	2063
nach 15 h Lichtperiode							
NF / LL	47	60	322	1284	161	129	1956
+320 / LL	44	10	168	975	110	119	1382
NF / HL	49	33	121	2401	101	122	2779
+320 / HL	50	102	253	3678	267	216	4516
nach 9 h Dunkelperiode							
NF / LL	51	15	174	520	89	210	1008
+320 / LL	48	17	188	541	92	227	1065
NF / HL	51	20	154	556	88	188	1006
+320 / HL	50	33	282	822	174	336	1646

Fortsetzung Tab. A-53**c) T25**

	SLA	Fruktan DP > 20	Fruktan DP 3-20	Saccha- rose	Glucose	Fructose	Gesamt- WSC
	[cm ² / g]	[mg / m ²]	[mg / m ²]	[mg / m ²]	[mg / m ²]	[mg / m ²]	[mg / m ²]
vor Lichtperiode							
NF / LL	55	14	152	945	135	116	1361
+320 / LL	49	27	204	1240	325	208	2004
NF / HL	53	18	156	721	320	161	1376
+320 / HL	51	14	147	732	252	168	1313
nach 15 h Lichtperiode							
NF / LL	49	45	305	1960	247	221	2777
+320 / LL	53	12	107	1299	247	214	1880
NF / HL	52	16	122	1988	347	287	2759
+320 / HL	52	24	120	2374	357	285	3160
nach 9 h Dunkelperiode							
NF / LL	51	19	130	1054	216	168	1587
+320 / LL	55	3	68	841	200	157	1270
NF / HL	60	14	101	1249	270	184	1818
+320 / HL	55	13	107	1121	212	171	1625

d)

ANOVA / MANOVA	Erntezeit	Temperatur	CO ₂	Licht	CO ₂ * Temp.
SLA	n.s.	***	(*)	n.s.	n.s.

Tab. A-54

Ontogenetischer Verlauf der WSC – Konzentrationen im Blattgewebe 1994. Bestimmungen zu den WS 31: Gesamtspross, WS 39: Blatt gesamt, WS 65: Fahne + Fahne –1, Bezug auf Trockenmasse von Haupthalmen bei verschiedenen CO₂ – Konzentrationen (NF: 379 ppm; +320: 696 ppm) und Bewässerungsbedingungen (GB. Gut bewässert TS: Trockenstress). Substrat: IS, WS 31 und WS 39: N = 2 pro Block, WS 65: N = 3 pro Block; 2 Blöcke.

WSC gesamt [mg / g]	WS 31	WS 39	WS 65	WS 65
1994, IS	GB	GB	GB	TS
NF	60,9	42,0	39,3	62,3
SA:	± 37,8	± 43,3	± 14,0	± 35,0
+320	86,7	33,2	70,8	98,9
SA:	± 34,6	± 13,5	± 38,4	± 49,1
CO ₂ –Effekt [%]	42,4	- 21,0	80,2	58,7

Tab A-55

WSC – Konzentrationen im Halmgewebe zur Anthese 1994. Die Bestimmungen der WSC – Konzentrationen beziehen sich auf die Trockenmasse und erfolgten in Haupthalmen nach Exposition bei verschiedenen CO₂ – Konzentrationen (NF: 379 ppm; +320: 696 ppm) und Bewässerungsbedingungen. Substrat: IS, N = 3 pro Block; 2 Blöcke.

	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccharose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	Gesamt [mg / g]
gut bewässert						
NF	1,21	34,03	30,95	23,44	17,87	107,5
SA:	± 0,81	± 20,22	± 11,28	± 3,99	± 6,38	± 26,1
+320	1,89	35,76	31,59	25,27	16,83	111,3
SA:	± 2,27	± 15,17	± 9,97	± 7,12	± 8,05	± 34,1
CO ₂ –Effekt [%]	56,0	5,1	2,1	7,8	-5,8	3,6
Trockenstress						
NF	7,00	55,94	39,58	26,96	22,58	152,1
SA:	± 3,42	± 16,72	± 8,65	± 7,77	± 8,01	± 22,3
+320	6,58	52,47	34,98	32,95	31,60	158,6
SA:	± 1,90	± 29,83	± 6,17	± 8,77	± 15,96	± 31,1
CO ₂ –Effekt [%]	-5,9	-6,2	-11,6	22,2	40,0	4,3

Tab A-56

WSC – Konzentrationen im Ährengewebe zur Anthese 1994. Die Bestimmungen der WSC – Konzentrationen beziehen sich auf die Trockenmasse und erfolgten in Ähren von Haupthalmen nach Exposition bei verschiedenen CO₂ – Konzentrationen (NF: 379 ppm; +320: 696 ppm) und Bewässerungsbedingungen. Substrat: IS, N = 3 pro Block; 2 Blöcke.

	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Saccharose [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	Gesamt [mg / g]
gut bewässert						
NF	46,62	58,62	21,65	38,74	29,82	195,2
SA:	± 18,79	± 15,95	± 3,92	± 7,38	± 5,49	± 31,6
+320	41,23	62,70	25,41	40,17	27,15	196,7
SA:	± 17,70	± 20,81	± 8,15	± 2,03	± 2,27	± 42,8
CO ₂ –Effekt [%]	-11,6	7,0	17,3	3,7	-8,9	0,7
Trockenstress						
NF	48,33	58,45	41,65	37,00	23,67	209,1
SA:	± 8,20	± 4,20	± 16,02	± 8,29	± 1,97	± 20,3
+320	48,49	58,74	45,68	38,86	23,82	215,6
SA:	± 7,01	± 2,81	± 11,60	± 4,52	± 1,57	± 12,3
CO ₂ –Effekt [%]	0,3	0,5	9,7	5,0	0,7	3,1

Tab. A-57

WSC – Konzentrationen im Halmgewebe zur Anthese 1995. Die WSC – Konzentrationen beziehen sich auf die Trockenmasse und wurden an Haupthalmen nach Exposition bei verschiedenen CO₂ – Konzentrationen (NF: 376 ppm; +320: 691 ppm 24 h Saisonmittel), O₃ – Konzentrationen (NF: 26, O₃ : 36 ppb 24 h Saisonmittel) und Bewässerungsbedingungen (GB: gut bewässert, TS: Trockenstress) bestimmt. N = 3 pro Block; 2 Blöcke.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Fruktan DP>20 [mg / g]	Fruktan DP3-20 [mg / g]	Sacch. [mg / g]	Glucose [mg / g]	Fructose [mg / g]	WSC gesamt [mg / g]
NF	NF	GB	36,0	82,2	33,1	36,5	70,5	258,3
SA:			± 12,8	± 24,4	± 1,8	± 17,5	± 38,9	± 39,3
NF	O ₃	GB	30,2	92,8	38,3	34,6	58,1	254,1
SA:			± 7,0	± 48,2	± 3,2	± 14,3	± 45,1	± 38,7
+320	NF	GB	61,6	146,4	41,5	21,8	24,9	296,1
SA:			± 16,1	± 21,5	± 6,3	± 3,5	± 13,3	± 36,2
+320	O ₃	GB	31,2	108,6	36,4	38,5	48,1	262,8
SA:			± 18,3	± 57,3	± 9,7	± 16,3	± 31,4	± 99,4
NF	NF	TS	18,0	26,2	18,2	6,4	24,0	92,8
SA:			± 26,3	± 42,3	± 10,7	± 2,6	± 5,9	± 78,7
+320	NF	TS	38,1	60,1	33,7	10,1	53,7	195,7
SA:			± 41,1	± 62,9	± 14,3	± 3,3	± 21,8	± 108,5
ANOVA / MANOVA								
Block			n.s.	n.s.	n.s.	*	**	n.s.
CO ₂			(*)	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
O ₃ ¹⁾			*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
H ₂ O ²⁾			(*)	**	*	***	n.s.	***
CO ₂ * O ₃ ¹⁾			*	n.s.	(*)	n.s.	n.s.	n.s.
CO ₂ * H ₂ O ²⁾			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.

¹⁾ Varianzanalyse für Faktor O₃ nur bei H₂O – Stufe GB

²⁾ Varianzanalyse für Faktor H₂O nur bei O₃ – Stufe NF

Tab. A-58**WSC-Konzentrationen im Halm nach Manipulation der Quellen- und Senkenstärken**

1995. Gesamt-WSC-Konzentrationen und Frischgewicht zu Trockengewichtsverhältnisse (FG / TG) in Haupthalmen zur Milchreife (WS 75-78) und Endernte (WS 92) 1995 bei verschiedenen CO₂ – Konzentrationen (NF: 376 ppm; +320: 691 ppm 24 h Saisonmittel), O₃ – Konzentrationen (NF: 26, O₃ : 36 ppb 24 h Saisonmittel) und Bewässerungsbedingungen (GB: gut bewässert, TS: Trockenstress). Die Quellen- und Senkenstärken des Pflanzenmaterials wurden zur Anthese manipuliert (KM: keine Manipulation, QM: Quellenstärke reduziert, SM: Senkenstärke reduziert). N = 2 pro Behandlung (Mischproben von je 3 Pflanzen). WS 92: WSC- Bestimmungen an getrocknetem Pflanzenmaterial.

Gesamt-WSC [mg / g TM]			WS 75	WS 75	WS 78	WS 92	WS 92	WS 92
CO ₂	O ₃	H ₂ O	KM	QM	SM	KM	QM	SM
NF	NF	GB	98,8	58,3	259,8	4,0	2,9	30,7
NF	O ₃	GB	137,6	38,6	103,5	n.b.	n.b.	n.b.
+320	NF	GB	130,5	93,2	273,5	7,2	3,1	87,6
+320	O ₃	GB	215,4	102,8	374,7	n.b.	n.b.	n.b.
NF	NF	TS	147,2	156,4	155,1	2,8	4,0	34,8
+320	NF	TS	155,8	221,1	145,5	57,0	15,3	175,8
FG / TG – Verhältnis ± SA (alle CO ₂ , O ₃ und H ₂ O - Behandlungen, n = 12)			2,42 ± 0,19	2,48 ± 0,27	2,32 ± 0,27	n.b.	n.b.	n.b.

Tab. A-59

Biomasse- und Wachstumsparameter zum WS 75 nach Manipulation der Quellen- und Senkenstärken 1995. Wirkung von Quellen / Senken Manipulationen (KM = keine Manipulation, QM = reduzierte Quellenstärke durch Schattierung, SM = reduzierte Senkenstärke durch teilw. Entf. von Ährchen) auf Halmgewicht, Halmlänge (ohne Ähre), Fahrenblattseneszenz (geschätzt), Ährgewicht und TKG (alle Körner einer Ähre berücksichtigt) zur Milchreife (WS 75-78; 17.07.95) im Jahr 1995. Die einzelnen Haupthalme wurden zur Anthese (28.06.-01.07.95) manipuliert und während der gesamten Anzucht unterschiedlichen CO₂-, O₃- und Bewässerungsbedingungen unterworfen. FG : Frischgewicht, TG: Trockengewicht. Daten \pm Standardabweichung (SA) bei n = 4 pro Block, 2 Blöcke. Mittelwertvergleich der Manipulationsvarianten getrennt nach Bewässerungsbedingungen (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise).

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Man.	Halmgew. [g FG]		Halmlänge [cm]		Fahne [% gelb]		Ährgew. [g TG]		TKG [g]	
				SA		SA		SA		SA		SA	
NF	NF	GB	KM	3,10	$\pm 0,59$	85,3	$\pm 2,3$	26,9	$\pm 23,1$	1,59	$\pm 0,37$	27,9	$\pm 2,6$
NF	NF	GB	QM	2,98	$\pm 0,29$	77,1	$\pm 2,6$	5,6	$\pm 1,8$	1,29	$\pm 0,10$	20,0	$\pm 1,7$
NF	NF	GB	SM	4,14	$\pm 0,56$	83,0	$\pm 5,3$	10,0	$\pm 6,5$	0,65	$\pm 0,06$	33,8	$\pm 2,1$
NF	O ₃	GB	KM	3,07	$\pm 0,40$	86,1	$\pm 4,0$	20,6	$\pm 22,7$	1,72	$\pm 0,23$	28,4	$\pm 4,0$
NF	O ₃	GB	QM	2,94	$\pm 0,57$	81,3	$\pm 3,5$	14,2	$\pm 9,2$	1,32	$\pm 0,20$	21,2	$\pm 2,4$
NF	O ₃	GB	SM	2,67	$\pm 0,82$	80,0	$\pm 2,9$	52,5	$\pm 36,9$	0,58	$\pm 0,06$	34,4	$\pm 4,3$
+80	NF	GB	KM	3,38	$\pm 0,79$	83,8	$\pm 4,3$	20,6	$\pm 32,5$	1,64	$\pm 0,27$	29,3	$\pm 3,8$
+80	NF	GB	QM	3,19	$\pm 0,91$	81,3	$\pm 8,7$	5,0	$\pm 0,0$	1,25	$\pm 0,33$	22,7	$\pm 2,6$
+80	NF	GB	SM	3,99	$\pm 0,96$	80,6	$\pm 6,4$	12,5	$\pm 12,2$	0,58	$\pm 0,07$	32,7	$\pm 2,7$
+160	NF	GB	KM	3,96	$\pm 0,53$	88,8	$\pm 4,6$	33,8	$\pm 21,3$	1,75	$\pm 0,18$	28,7	$\pm 1,1$
+160	NF	GB	QM	3,86	$\pm 0,66$	87,8	$\pm 6,3$	10,6	$\pm 8,2$	1,32	$\pm 0,38$	22,0	$\pm 1,8$
+160	NF	GB	SM	4,45	$\pm 1,27$	87,0	$\pm 5,3$	62,5	$\pm 35,4$	0,62	$\pm 0,06$	31,0	$\pm 2,6$
+320	NF	GB	KM	2,65	$\pm 0,70$	81,1	$\pm 9,2$	43,8	$\pm 32,5$	1,46	$\pm 0,24$	24,9	$\pm 2,7$
+320	NF	GB	QM	2,94	$\pm 1,04$	83,5	$\pm 9,2$	33,1	$\pm 41,5$	1,19	$\pm 0,28$	20,9	$\pm 1,4$
+320	NF	GB	SM	3,24	$\pm 1,03$	82,4	$\pm 8,8$	48,8	$\pm 27,0$	0,58	$\pm 0,10$	30,5	$\pm 3,0$
+320	O ₃	GB	KM	4,12	$\pm 0,73$	91,9	$\pm 5,0$	45,0	$\pm 40,3$	1,96	$\pm 0,28$	27,0	$\pm 1,8$
+320	O ₃	GB	QM	3,38	$\pm 0,65$	91,0	$\pm 3,9$	63,1	$\pm 32,2$	1,44	$\pm 0,16$	20,7	$\pm 1,9$
+320	O ₃	GB	SM	4,57	$\pm 0,94$	90,8	$\pm 5,7$	35,6	$\pm 38,2$	0,62	$\pm 0,09$	32,0	$\pm 3,4$
NF	NF	TS	KM	2,33	$\pm 1,05$	74,5	$\pm 4,4$	72,5	$\pm 34,5$	1,28	$\pm 0,18$	26,2	$\pm 2,2$
NF	NF	TS	QM	1,97	$\pm 0,36$	75,6	$\pm 5,7$	40,6	$\pm 38,5$	1,12	$\pm 0,22$	20,4	$\pm 2,4$
NF	NF	TS	SM	2,59	$\pm 0,59$	74,3	$\pm 4,9$	44,4	$\pm 36,2$	0,56	$\pm 0,08$	34,5	$\pm 4,6$
+320	NF	TS	KM	3,43	$\pm 1,19$	84,0	$\pm 5,8$	66,3	$\pm 36,6$	1,76	$\pm 0,45$	25,8	$\pm 2,6$
+320	NF	TS	QM	3,47	$\pm 1,03$	91,5	$\pm 5,4$	28,8	$\pm 35,1$	1,48	$\pm 0,30$	22,9	$\pm 2,3$
+320	NF	TS	SM	3,70	$\pm 1,40$	83,4	$\pm 8,9$	76,3	$\pm 32,5$	0,58	$\pm 0,08$	27,6	$\pm 5,4$
alle Werte, GB				LSD:		LSD		LSD:		LSD:		LSD	
			KM	3,38	b	86,1	b	31,8	ab	1,69	d	27,7	b
			QM	3,21	ab	83,6	b	21,9	a	1,30	b	21,2	a
			SM	3,85	c	84,0	b	37,0	b	0,60	a	32,4	c
alle Werte, TS													
			KM	2,88	ab	79,3	a	69,4	c	1,52	c	26,0	b
			QM	2,72	a	83,6	ab	34,7	ab	1,30	b	21,6	a
			SM	3,14	ab	78,8	a	60,3	c	0,57	a	31,1	c

Tab. A-60

Biomasse- und Wachstumsparameter zum WS 92 nach Manipulation der Quellen- und Senkenstärken 1995. Wirkung von Quellen / Senken Manipulationen (KM = keine Manipulation, QM = reduzierte Quellenstärke durch Schattierung, SM = reduzierte Senkenstärke durch teilw. Entf. von Ährchen) auf Halmgewicht, Halmlänge (ohne Ähre), Ährgewicht und TKG (der 10 schwersten Körner) zur Kornreife (09.08.95) im Jahr 1995. Die einzelnen Haupthalme wurden zur Anthese (28.06.-01.07.95) manipuliert und während der gesamten Anzucht unterschiedlichen CO₂-, O₃- und Bewässerungsbedingungen unterworfen. TG: Trockengewicht. Daten ± Standardabweichung (SA) bei n = 6 pro Block, Beh. "++160 / NF / GB" und "++320 / O₃ / GB": 2 Blöcke, sonst 1 Block. Mittelwertsvergleich der Manipulationsvarianten getrennt nach Bewässerungsbedingungen (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise).

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Manipulation	Halmgewicht [g TG]		Halmlänge [cm]		Ährgewicht [g TG]		TKG [g]	
					SA		SA		SA		SA
NF	NF	GB	KM	1,02	± 0,12	87,3	± 2,2	1,79	± 0,23	42,7	± 2,7
NF	NF	GB	QM	0,98	± 0,14	82,8	± 4,8	1,43	± 0,18	36,7	± 1,4
NF	NF	GB	SM	1,18	± 0,21	84,0	± 3,3	0,69	± 0,07	48,0	± 1,6
NF	O ₃	GB	KM	1,06	± 0,18	92,1	± 4,6	1,66	± 0,56	37,0	± 10,8
NF	O ₃	GB	QM	1,07	± 0,12	85,7	± 5,7	1,46	± 0,21	33,8	± 3,5
NF	O ₃	GB	SM	1,21	± 0,15	89,3	± 5,5	0,75	± 0,20	46,8	± 4,5
+80	NF	GB	KM	1,12	± 0,12	94,5	± 1,9	1,96	± 0,19	46,8	± 5,9
+80	NF	GB	QM	1,15	± 0,09	86,2	± 5,7	1,77	± 0,11	42,4	± 0,6
+80	NF	GB	SM	1,26	± 0,21	84,7	± 3,9	0,68	± 0,13	48,2	± 4,7
+160	NF	GB	KM	0,94	± 0,36	88,8	± 8,2	1,77	± 0,53	46,2	± 7,6
+160	NF	GB	QM	1,19	± 0,15	88,3	± 5,4	1,84	± 0,26	43,4	± 3,1
+160	NF	GB	SM	1,49	± 0,20	91,3	± 3,1	0,73	± 0,12	47,3	± 4,4
+320	NF	GB	KM	1,07	± 0,17	93,8	± 5,0	1,95	± 0,35	46,8	± 3,8
+320	NF	GB	QM	1,34	± 0,13	94,3	± 3,6	1,94	± 0,18	40,6	± 3,6
+320	NF	GB	SM	1,70	± 0,18	94,7	± 2,2	0,79	± 0,09	45,6	± 5,0
+320	O ₃	GB	KM	1,13	± 0,22	92,9	± 6,8	1,68	± 0,65	35,0	± 10,5
+320	O ₃	GB	QM	1,27	± 0,18	93,8	± 5,5	1,70	± 0,38	36,4	± 6,0
+320	O ₃	GB	SM	1,53	± 0,14	93,4	± 2,2	0,82	± 0,06	51,4	± 2,8
NF	NF	TS	KM	0,83	± 0,19	79,5	± 8,2	1,26	± 0,35	37,2	± 7,2
NF	NF	TS	QM	0,96	± 0,11	76,3	± 2,0	1,22	± 0,34	28,9	± 7,7
NF	NF	TS	SM	1,17	± 0,15	80,7	± 5,2	0,71	± 0,04	48,0	± 2,9
+320	NF	TS	KM	0,95	± 0,25	87,0	± 5,6	1,13	± 0,44	26,7	± 6,0
+320	NF	TS	QM	1,11	± 0,22	90,7	± 2,8	1,50	± 0,36	35,5	± 4,9
+320	NF	TS	SM	1,69	± 0,27	92,7	± 3,6	0,82	± 0,16	49,5	± 4,2
alle Werte, GB				LSD:		LSD:		LSD:		LSD:	
			KM	1,05	b	91,4	c	1,78	c	41,9	c
			QM	1,18	c	89,3	bc	1,71	c	39,1	b
			SM	1,42	d	90,3	bc	0,75	a	48,2	d
alle Werte, TS											
			KM	0,89	a	83,3	a	1,20	b	31,9	a
			QM	1,03	ab	83,5	a	1,36	b	32,2	a
			SM	1,43	d	86,7	ab	0,77	a	48,8	d

Tab. A-61

WSC – Konzentrationen im Fahnenblatt zur Anthese 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der WSC-Konzentrationen im Fahnenblatt vom Haupthalm. Die Pflanzen waren unterschiedlichen CO₂-, O₃- und Bewässerungsbedingungen ausgesetzt. n = 3 pro Block, 2 Blöcke. Standardabweichung (SA) von n = 6 Halmen. ANOVA und MANOVA der genannten Faktoren. ANOVA für O₃: ohne Beh. +160/NF/GB und +320/NF/TS. ANOVA für H₂O: ohne Beh. +160/NF/GB und +320/NF/GB. ANOVA für CO₂ und MANOVA für CO₂ * H₂O: ohne Beh. +160/NF/GB und erhöhte O₃ – Stufe.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Fruktan DP > 20		Fruktan DP 3-20		Saccharose		Glucose		Fructose		Gesamt- WSC	
			[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA
NF	NF	GB	2,4 a	± 0,5	10,4 ab	± 1,9	50,1 a	± 6,8	11,9 ab	± 3,3	8,7 bc	± 2,4	83,5 ab	± 10,2
NF	O ₃	GB	2,8 ab	± 1,5	10,8 ab	± 3,9	51,1 a	± 9,6	10,9 ab	± 8,8	4,4 a	± 2,3	80,0 a	± 19,0
+160	NF	GB	5,9 bc	± 3,1	24,3 d	± 10,7	64,9 a	± 26,7	13,0 ab	± 7,9	7,7 ab	± 5,3	115,7 abc	± 52,7
+320	NF	GB	3,9 abc	± 2,2	13,4 abc	± 4,3	67,2 ab	± 24,7	16,5 bc	± 6,4	11,8 cd	± 4,6	112,8 bc	± 29,9
+320	O ₃	GB	6,5 c	± 6,3	13,1 abc	± 3,2	56,1 a	± 15,4	8,8 a	± 3,0	5,2 ab	± 2,3	89,7 ab	± 23,0
NF	NF	TS	1,2 a	± 0,4	8,6 a	± 1,1	85,5 bc	± 14,5	25,8 d	± 3,5	18,6 f	± 2,5	139,7 d	± 20,4
NF	O ₃	TS	3,6 abc	± 2,5	19,7 cd	± 10,3	97,0 c	± 18,1	20,2 cd	± 5,1	13,7 de	± 2,4	154,2 d	± 18,4
+320	NF	TS	3,2 ab	± 0,8	15,5 bc	± 3,2	67,4 ab	± 6,8	23,0 cd	± 3,0	15,8 ef	± 2,3	124,9 cd	± 13,8
Block			n.s.		n.s.		**		(*)		n.s.		n.s.	
CO ₂			**		***		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.	
O ₃			(*)		(*)		n.s.		(*)		**		n.s.	
H ₂ O			n.s.		n.s.		***		***		***		***	
CO ₂ *H ₂ O			n.s.		n.s.		**		*		*		*	

Tab. A-62

WSC – Konzentrationen im Blattgewebe zur Anthese 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der WSC-Konzentrationen im grünen Blattgewebe (Blatt_{grün}; ohne Fahnenblatt) sowie Gesamt-WSC Konzentrationen vom seneszenten Blattgewebe (Blatt_{gelb}) des Haupthalms. Die Pflanzen waren unterschiedlichen CO₂-, O₃- und Bewässerungsbedingungen ausgesetzt. Blatt_{grün}: n = 3 pro Block, Blatt_{gelb}: n = 1 Mischprobe von 3 Halmen, 2 Blöcke in Auswertung. Bestimmungen am Material von Blatt_{gelb} aus Trockenmaterial, mit Faktor (*1,40) korrigiert.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Blatt _{grün}												Blatt _{gelb}	
			Fruktan		Fruktan		Saccha-		Glucose		Fructose		Gesamt-		Gesamt-	
			DP > 20		DP 3-20		rose						WSC		WSC	
			[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA
NF	NF	GB	2,5 abc	± 0,5	7,4 bc	± 1,5	38,2 a	± 5,0	17,7 a	± 1,6	13,7 ab	± 1,2	79,5 a	± 5,5	71,1	± 4,1
NF	O ₃	GB	1,6 a	± 0,4	5,5 ab	± 1,3	38,1 a	± 3,8	17,6 a	± 4,8	13,7 ab	± 3,3	76,5 a	± 11,9	71,4	± 9,0
+160	NF	GB	2,7 bc	± 0,8	8,6 c	± 2,8	41,1 a	± 8,8	19,3 a	± 8,5	15,3 ab	± 7,0	86,9 ab	± 25,3	80,0	± 4,2
+320	NF	GB	2,8 bc	± 0,9	8,1 bc	± 1,8	44,6 ab	± 7,6	20,5 a	± 6,1	16,4 ab	± 6,8	92,5 ab	± 19,7	83,3	± 17,8
+320	O ₃	GB	2,2 abc	± 1,0	7,7 bc	± 1,2	42,4 a	± 6,0	15,7 a	± 3,0	11,0 a	± 2,8	79,1 a	± 13,1	73,6	± 9,7
NF	NF	TS	1,9 ab	± 0,9	4,7 a	± 1,6	62,1 d	± 2,2	31,6 b	± 6,1	27,0 d	± 5,1	127,3 d	± 14,5	110,1	± 15,8
NF	O ₃	TS	1,6 a	± 0,9	6,3 abc	± 4,5	53,8 c	± 6,2	21,7 a	± 5,3	19,3 bc	± 5,9	102,7 bc	± 11,8	72,7	± 3,9
+320	NF	TS	3,0 c	± 0,7	8,8 c	± 1,2	51,6 bc	± 6,6	30,9 b	± 4,8	24,0 cd	± 4,6	118,4 cd	± 10,2	54,6	± 26,5
alle Behandlungen:			2,3	± 0,9	7,1	± 2,5	46,5	± 9,8	21,9	± 7,6	17,6	± 6,9	95,4	± 22,8	77,1	± 18,2
Block			(*)		n.s.		**		n.s.		n.s.		n.s.		n.b.	
CO ₂			*		**		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.b.	
O ₃			*		n.s.		n.s.		*		(*)		(*)		n.b.	
H ₂ O			n.s.		n.s.		***		***		***		***		n.b.	
CO ₂ * H ₂ O			n.s.		*		**		n.s.		(*)		(*)		n.b.	

Tab. A-63

WSC – Konzentrationen im Halmgewebe zur Anthese 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der WSC-Konzentrationen/Gehalte im Halmgewebe des Haupthalms. Die Pflanzen waren unterschiedlichen CO₂ -, O₃ - und Bewässerungsbedingungen ausgesetzt. n = 3 pro Block, 2 Blöcke. Standardabweichung (SA) von n = 6 Halmen. ANOVA und MANOVA der genannten Faktoren. ANOVA für O₃: ohne Beh. +160/NF/GB und +320/NF/TS. ANOVA für H₂O: ohne Beh. +160/NF/GB und +320/NF/GB. ANOVA für CO₂ und MANOVA für CO₂ * H₂O: ohne Beh. +160/NF/GB und erhöhte O₃ – Stufe. Bezug auf Trockenmasse.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Fruktan DP > 20		Fruktan DP 3-20		Saccha- rose		Glucose		Fructose		Gesamt- WSC		WSC- Gehalt	
			[mg / g]	SA	[mg / g]	SA	[mg / g]	SA	[mg / g]	SA	[mg / g]	SA	[mg / g]	SA	[g / Halm]	SA
NF	NF	GB	19,8 a	± 3,1	105,8 b	± 21,9	80,6 ab	± 5,9	25,0 bc	± 3,6	14,9 a	± 4,1	246,1 ab	± 32,3	262 abc	± 49
NF	O ₃	GB	24,3 ab	± 19,1	103,6 b	± 55,2	91,6 bc	± 21,1	16,8 ab	± 5,0	10,1 a	± 5,5	246,4 ab	± 102,9	270 bc	± 152
+160	NF	GB	47,5 c	± 15,4	144,5 cd	± 28,5	93,7 bc	± 11,8	17,6 ab	± 6,2	16,1 a	± 10,8	319,4 cd	± 53,6	342 cd	± 82
+320	NF	GB	26,3 ab	± 6,1	109,7 bc	± 28,0	67,4 a	± 10,1	26,0 c	± 4,0	17,3 a	± 6,4	246,8 ab	± 38,7	297 bc	± 54
+320	O ₃	GB	54,4 c	± 26,1	161,2 d	± 27,9	99,5 c	± 18,2	14,3 a	± 2,0	11,4 a	± 2,2	340,9 d	± 53,6	420 d	± 93
NF	NF	TS	9,7 a	± 6,7	44,7 a	± 11,5	72,3 a	± 6,9	55,7 d	± 8,4	48,7 b	± 9,1	231,1 a	± 20,0	229 ab	± 37
NF	O ₃	TS	20,4 a	± 14,3	60,8 a	± 38,2	94,7 bc	± 7,8	49,6 d	± 14,8	47,1 b	± 15,2	272,6 abc	± 37,5	168 a	± 72
+320	NF	TS	37,7 bc	± 10,3	147,4 cd	± 30,3	75,1 a	± 11,1	23,2 bc	± 3,1	18,4 a	± 2,8	301,8 bcd	± 46,4	355 cd	± 59
Block			n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂			***		**		n.s.		**		*		*		**	
O ₃			*		n.s.		***		n.s.		n.s.		*		*	
H ₂ O			n.s.		n.s.		n.s.		***		***		n.s.		n.s.	
CO ₂ * H ₂ O			**		***		*		***		***		*		*	

Tab. A-64

TNC – Konzentrationen im Ährengeewe zur Anthese 1996. Mittelwerte und Mittelwertsvergleich (LSD-Test auf 95%-Niveau spaltenweise) der TNC-Konzentrationen im Ährengeewe vom Haupthalm zur Anthese 1996. Die Pflanzen waren unterschiedlichen CO₂-, O₃- und Bewässerungsbedingungen ausgesetzt. ANOVA und MANOVA der genannten Faktoren. ANOVA für O₃: ohne Beh. +160/NF/GB und +320/NF/TS. ANOVA für H₂O: ohne Beh. +160/NF/GB und +320/NF/GB. ANOVA für CO₂ und MANOVA für CO₂ * H₂O: ohne Beh. +160/NF/GB und erhöhte O₃ – Stufe. Bezug auf Trockenmasse. n = 3 pro Block, 2 Blöcke in Auswertung. Fruktan DP >20 Fraktion um Stärkeanteil korrigiert.

CO ₂	O ₃	H ₂ O	Fruktan DP > 20		Fruktan DP 3-20		Saccharose		Glucose		Fructose		Stärke	Gesamt- TNC		
			[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	SA	[mg /g]	[mg /g]	SA	
NF	NF	GB	36,3 c	± 4,0	64,1 abc	± 5,7	60,9 ab	± 6,1	21,0 a	± 2,1	13,4 a	± 1,4	51,3 ab	± 8,3	247,0 ab	± 5,5
NF	O ₃	GB	34,5 bc	± 18,4	59,9 ab	± 34,1	51,2 a	± 14,8	20,8 a	± 3,8	12,7 a	± 1,2	39,3 a	± 14,6	218,5 a	± 78,2
+160	NF	GB	41,5 c	± 7,2	80,0 c	± 13,6	61,3 ab	± 18,9	18,7 a	± 3,6	12,6 a	± 1,2	61,3 bc	± 13,3	275,3 b	± 42,9
+320	NF	GB	38,7 c	± 12,0	74,8 bc	± 10,4	60,0 a	± 7,0	21,4 a	± 3,0	14,8 a	± 2,4	61,7 bc	± 7,3	271,4 b	± 20,5
+320	O ₃	GB	43,0 c	± 4,3	76,8 bc	± 9,9	53,2 a	± 10,8	20,5 a	± 2,3	13,5 a	± 0,9	59,5 bc	± 9,8	266,6 b	± 28,7
NF	NF	TS	25,1 ab	± 5,2	55,3 a	± 7,2	82,5 c	± 9,2	32,4 b	± 4,0	22,6 b	± 2,4	62,2 bc	± 11,1	280,0 b	± 27,4
NF	O ₃	TS	23,6 a	± 3,8	60,1 ab	± 12,4	74,8 bc	± 16,0	28,6 b	± 11,2	20,7 b	± 7,4	51,8 b	± 9,2	259,6 ab	± 31,8
+320	NF	TS	33,7 abc	± 5,2	68,7 abc	± 8,5	60,6 ab	± 10,9	18,6 a	± 2,0	13,3 a	± 1,1	64,8 c	± 8,2	259,6 ab	± 21,4
alle Behandlungen:			34,5	± 10,6	67,5	± 16,5	63,1	± 15,2	22,7	± 6,5	15,5	± 4,7	56,5	± 12,6	259,8	± 39,5
Block			*		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂			n.s.		**		*		**		*		n.s.		n.s.	
O ₃			n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		*		n.s.	
H ₂ O			**		n.s.		**		*		**		*		n.s.	
CO ₂ * H ₂ O			n.s.		n.s.		**		***		***		n.s.		(*)	

Tab. A-65**Biomasse- und Wachstumsparameter nach Manipulation der Quellen- und**

Senkenstärken 1996. Wirkung verschiedener CO₂-Konzentrationen und zur Anthese (10./11.07.96) durchgeführter Quellen / Senkenmanipulationen (KM = keine Manipulation, QM = reduzierte Quellenstärke teilw. Blattentfernung, SM = reduzierte Senkenstärke durch teilw. Entf. von Ährchen) an Haupthalmen auf Halmgewicht, Halmlänge (inkl Ähre), Ährengewicht, Tausendkorngewicht der schwersten 10 Körner einer Ähre (TKG) und den Chlorophyllgehalt im Fahnblatt. Die Bestimmungen erfolgten 7 Tage (1. Zwischenernte), 14 Tage (2. Zwischenernte) und 40/41 Tage nach der Manipulation (Endernte). WS: Wuchsstadium. SA = Standardabweichung bei angegebener Anzahl von Einzelbestimmungen (n).

CO ₂	H ₂ O	Man.	n	Halm- gewicht [g]	SA	Halm- länge [cm]	SA	Ähren- gewicht [g]	SA	TKG [g]	SA	Chlorophyll [mg m ⁻²]	SA
1. Zwischenernte 18.07.1996 (WS 75)													
NF	GB	KM	12	1,01	± 0,16	83,5	± 5,4	0,67	0,17	11,9	± 2,9	503	± 155
+320	GB	KM	12	1,09	± 0,22	87,2	± 5,9	0,81	0,22	16,2	± 4,8	505	± 120
NF	GB	QM	12	0,90	± 0,21	81,0	± 5,8	0,64	0,18	12,0	± 2,4		
+320	GB	QM	12	1,10	± 0,26	85,1	± 9,3	0,82	0,22	15,7	± 4,1		
NF	GB	SM	12	1,07	± 0,20	81,4	± 3,9	0,28	0,07	11,7	± 3,6	526	± 79
+320	GB	SM	12	1,11	± 0,33	83,3	± 6,1	0,29	0,08	14,9	± 5,5	448	± 146
2. Zwischenernte 25.07.1996 (WS 81)													
NF	TS	KM	12	0,85	± 0,18	83,8	± 4,0	1,06	0,26	25,4	± 4,9	299	± 266
+320	TS	KM	12	0,97	± 0,22	90,2	± 6,5	1,37	0,31	32,4	± 4,4	133	± 108
NF	TS	QM	12	0,85	± 0,14	83,3	± 4,3	0,98	0,13	23,8	± 4,1		
+320	TS	QM	12	0,94	± 0,24	88,1	± 7,3	1,24	0,34	27,9	± 7,2		
NF	TS	SM	12	0,93	± 0,17	82,5	± 5,0	0,45	0,08	30,8	± 4,0	395	± 181
+320	TS	SM	12	1,39	± 0,20	89,6	± 5,5	0,55	0,10	33,9	± 5,5	322	± 94
NF	GB	KM	12	0,91	± 0,23	85,5	± 6,5	1,21	0,19	28,3	± 3,2	327	± 127
+320	GB	KM	12	0,96	± 0,27	89,2	± 9,9	1,38	0,43	33,2	± 6,2	247	± 150
NF	GB	QM	12	0,87	± 0,22	88,2	± 6,3	1,04	0,28	25,5	± 4,4		
+320	GB	QM	12	0,91	± 0,29	88,3	± 3,7	1,24	0,41	30,7	± 6,2		
NF	GB	SM	12	1,05	± 0,34	81,8	± 6,5	0,48	0,12	30,0	± 3,5	424	± 78
+320	GB	SM	12	1,22	± 0,20	86,8	± 5,5	0,54	0,10	33,8	± 5,4	309	± 107
Endernte 20./21.08.1996 (WS 92)													
NF	TS	KM	20	0,78	± 0,10	83,7	± 6,6	1,36	0,31	33,8	± 9,5		
+320	TS	KM	20	0,99	± 0,05	91,2	± 6,2	2,04	0,25	45,5	± 8,0		
NF	TS	QM	20	0,74	± 0,07	81,7	± 6,3	0,98	0,26	27,0	± 7,3		
+320	TS	QM	19	0,87	± 0,11	90,7	± 6,3	1,36	0,29	34,1	± 6,6		
NF	TS	SM	20	0,76	± 0,07	81,3	± 6,6	0,64	0,13	47,1	± 6,4		
+320	TS	SM	19	1,01	± 0,12	90,4	± 5,3	0,67	0,14	45,2	± 8,1		
NF	GB	KM	10	0,80	± 0,10	85,1	± 5,4	1,70	0,17	42,3	± 4,9		
+320	GB	KM	10	0,84	± 0,15	88,6	± 7,0	1,80	0,37	46,3	± 6,4		
NF	GB	QM	14	0,76	± 0,15	85,0	± 5,2	1,31	0,31	32,6	± 5,6		
+320	GB	QM	16	0,89	± 0,14	88,8	± 4,3	1,61	0,28	41,2	± 4,4		
NF	GB	SM	16	0,79	± 0,14	83,2	± 7,0	0,75	0,09	50,3	± 3,4		
+320	GB	SM	18	0,95	± 0,13	86,7	± 4,4	0,72	0,08	49,7	± 3,4		

Tab. A-68

Halmabschnittslängen zum WS 92 nach Manipulation der Quellen- und Senkenstärken 1996. Wirkung verschiedener CO₂ - Konzentrationen und zur Anthese (10.07.96) durchgeführter Quellen / Senkenmanipulationen (KM = keine Manipulation, QM = reduzierte Quellenstärke teilw. Blattentfernung, SM = reduzierte Senkenstärke durch teilw. Entf. von Ährchen) auf die Halmabschnittslängen von Haupthalmen zur Kornreife (20. / 21. 08. 1996). Der Haupthalm wurde in vier Fraktionen unterteilt, Fraktion 1: Peduncle inkl. oberstem Halmknoten, 2: zweitoberster Abschnitt, 3: drittoberster Abschnitt, 4: restliche Abschnitte. Angaben als relative Werte (Gesamthalm = 100) und absolute Gesamthalmlängen (1-4 absolut).

CO ₂	H ₂ O	Man.	n	Halmabschnittslängen											
				1		2		3		4		1-4			
				relative Werte										absolut	
				SA		SA		SA		SA		SA	[cm]	SA	
NF	GB	KM	10	49,2	± 5,3	25,0	± 1,6	15,8	± 2,0	10,1	± 4,3	76,5	± 5,6		
+320	GB	KM	10	47,6	± 6,4	25,4	± 1,9	16,7	± 1,9	10,4	± 5,4	80,5	± 6,9		
NF	GB	QM	14	47,1	± 5,1	24,8	± 1,1	16,2	± 1,4	12,0	± 4,6	76,4	± 5,1		
+320	GB	QM	16	44,8	± 4,4	25,4	± 1,6	16,9	± 1,6	12,8	± 4,3	80,6	± 4,2		
NF	GB	SM	16	46,4	± 4,7	24,5	± 1,8	16,2	± 1,2	13,0	± 4,8	76,9	± 7,2		
+320	GB	SM	18	45,3	± 4,4	25,5	± 2,3	16,7	± 2,1	12,5	± 4,0	79,8	± 4,4		
NF	TS	KM	20	45,2	± 3,9	25,3	± 1,6	16,5	± 1,8	13,0	± 4,2	75,4	± 6,0		
+320	TS	KM	20	46,4	± 4,2	24,8	± 2,2	15,8	± 0,7	12,9	± 3,9	82,8	± 4,5		
NF	TS	QM	20	45,0	± 3,7	25,8	± 1,7	17,2	± 1,8	12,0	± 4,5	73,8	± 6,3		
+320	TS	QM	19	46,7	± 3,6	25,2	± 1,6	16,5	± 1,5	11,6	± 3,4	82,3	± 6,3		
NF	TS	SM	20	46,0	± 3,6	25,9	± 1,9	16,3	± 1,8	11,7	± 4,0	74,3	± 6,0		
+320	TS	SM	19	45,7	± 2,8	24,5	± 2,5	16,5	± 1,7	13,4	± 3,4	83,7	± 4,9		
alle Werte															
NF	GB		40	47,3	± 5,0	24,7	± 1,5	16,1	± 1,5	11,9	± 4,6	76,6	± 6,0		
+320	GB		44	45,7	± 4,9	25,4	± 1,9	16,8	± 1,8	12,1	± 4,4	80,2	± 4,9		
NF	TS		60	45,4	± 3,5	25,7	± 1,8	16,7	± 1,7	12,2	± 4,0	74,5	± 6,0		
+320	TS		58	46,2	± 3,4	24,8	± 2,1	16,3	± 1,4	12,6	± 3,7	82,9	± 5,7		

Tab. A-69

Halmabschnittsgewichte zum WS 92 nach Manipulation der Quellen- und Senkenstärken 1996. Wirkung verschiedener CO₂ - Konzentrationen und zur Anthese (10.07.96) durchgeführter Quellen / Senkenmanipulationen (KM = keine Manipulation, QM = reduzierte Quellenstärke teilw. Blattentfernung, SM = reduzierte Senkenstärke durch teilw. Entf. von Ährchen) auf die Halmabschnittsgewichte zur Kornreife (Trockengewichte, 20. / 21. 08. 1996). Der Haupthalm wurde in vier Fraktionen unterteilt, Fraktion 1: Peduncle inkl. oberstem Halmknoten, 2: zweitoberster Abschnitt, 3: drittoberster Abschnitt, 4: restliche Abschnitte. Angaben als relative Werte (Gesamthalm = 100) und absolute Gesamthalmmlängen (1-4 absolut).

CO ₂	H ₂ O	Man.	n	Halmabschnittsgewichte											
				1		2		3		4		1-4			
				relative Werte										absolut	
				SA		SA		SA		SA		[g]	SA		
NF	GB	KM	10	44,1	± 6,6	27,8	± 2,1	17,4	± 2,1	10,7	± 5,1	0,80	± 0,10		
+320	GB	KM	10	41,9	± 6,7	28,5	± 1,8	18,4	± 1,7	11,1	± 6,5	0,84	± 0,15		
NF	GB	QM	14	43,2	± 2,5	27,9	± 0,7	17,1	± 0,8	11,8	± 2,7	0,76	± 0,15		
+320	GB	QM	16	40,1	± 4,6	27,5	± 1,5	17,4	± 1,1	14,9	± 5,1	0,89	± 0,14		
NF	GB	SM	16	40,8	± 1,6	27,8	± 1,5	17,8	± 0,6	13,7	± 2,4	0,79	± 0,14		
+320	GB	SM	18	39,7	± 3,9	27,9	± 1,9	18,3	± 1,2	14,0	± 4,4	0,95	± 0,13		
NF	TS	KM	10	38,6	± 4,8	28,4	± 1,6	18,6	± 0,9	14,4	± 5,1	0,78	± 0,10		
+320	TS	KM	10	44,0	± 4,6	29,0	± 1,9	17,2	± 1,3	9,9	± 4,8	0,99	± 0,05		
NF	TS	QM	20	40,0	± 3,4	29,2	± 2,0	18,4	± 1,0	12,4	± 4,2	0,74	± 0,07		
+320	TS	QM	19	40,8	± 3,2	28,3	± 1,4	18,5	± 1,1	12,4	± 4,0	0,87	± 0,11		
NF	TS	SM	20	39,2	± 3,4	28,6	± 1,6	18,2	± 0,8	14,0	± 3,0	0,76	± 0,07		
+320	TS	SM	19	41,1	± 3,1	27,6	± 2,2	17,6	± 0,8	13,7	± 3,8	1,01	± 0,12		
alle Werte															
NF	GB		40	43,2	± 5,1	27,8	± 1,7	17,4	± 1,6	11,6	± 4,2	0,79	± 0,11		
+320	GB		44	40,8	± 5,3	28,0	± 1,7	18,1	± 1,4	13,1	± 5,6	0,88	± 0,15		
NF	TS		50	39,3	± 3,7	28,8	± 1,7	18,4	± 0,9	13,5	± 4,0	0,76	± 0,08		
+320	TS		48	41,8	± 3,7	28,2	± 1,9	17,8	± 1,1	12,2	± 4,3	0,96	± 0,12		

Tab. A-70

WSC-Konzentrationen in Haupthalmen zum WS 92 nach Manipulation der Quellen- und Senkenstärken 1996. Wirkung von Quellen / Senken Manipulationen (KM = keine Manipulation, QM = reduzierte Quellenstärke teilw. Blattentfernung, SM = reduzierte Senkenstärke durch teilw. Entf. von Ährchen) auf WSC-Konzentrationen in Haupthalmen zur Kornreife im Jahr 1996. Die einzelnen Haupthalme wurden zur Anthese manipuliert und während der gesamten Anzucht unterschiedlichen CO₂-, O₃- und Bewässerungsbedingungen unterworfen. TG: Trockengewicht. Daten ± Standardabweichung (SA) bei n = 4 (Mischproben von 2-5 Halmen). ANOVA und MANOVA der genannten Faktoren, Mittelwertsvergleich der gepoolten Werte der Manipulationsbehandlungen (LSD-Test auf 95% - Niveau spaltenweise).

CO ₂	H ₂ O	Man.	Fruktan DP>20		Fruktan DP 3-20		Saccharose		Glucose		Fructose	
			[mg / g TG]	SA	[mg / g TG]	SA	[mg / g TG]	SA	[mg / g TG]	SA	[mg / g TG]	SA
NF	TS	KM	0,18	± 0,03	0,31	± 0,11	0,86	± 0,33	1,64	± 0,28	1,51	± 0,41
+320	TS	KM	0,18	± 0,05	0,29	± 0,10	0,75	± 0,20	1,52	± 0,19	1,76	± 0,63
NF	GB	KM	0,20	± 0,01	0,29	± 0,03	0,85	± 0,19	1,24	± 0,26	1,30	± 0,44
+320	GB	KM	0,31	± 0,11	0,34	± 0,11	1,05	± 0,49	1,14	± 0,28	1,24	± 0,27
NF	TS	QM	0,19	± 0,02	0,40	± 0,02	0,91	± 0,45	1,76	± 0,28	1,76	± 0,08
+320	TS	QM	0,19	± 0,02	0,36	± 0,03	0,90	± 0,37	1,59	± 0,14	1,52	± 0,42
NF	GB	QM	0,18	± 0,02	0,21	± 0,01	0,76	± 0,12	1,38	± 0,23	1,06	± 0,28
+320	GB	QM	0,19	± 0,01	0,22	± 0,03	0,93	± 0,20	1,24	± 0,17	1,09	± 0,33
NF	TS	SM	0,94	± 0,73	1,07	± 0,78	6,93	± 5,74	3,73	± 2,56	8,27	± 7,83
+320	TS	SM	1,41	± 0,41	2,05	± 0,24	10,88	± 2,24	3,89	± 0,84	8,70	± 3,48
NF	GB	SM	0,63	± 0,39	0,79	± 0,60	6,73	± 5,57	3,64	± 2,45	7,45	± 6,90
+320	GB	SM	0,43	± 0,16	0,62	± 0,31	3,89	± 2,49	3,53	± 1,90	5,24	± 3,95

alle Werte, LSD-Test

	KM	0,22	a	0,31	a	0,88	a	1,38	a	1,45	a
	QM	0,19	a	0,30	a	0,88	a	1,49	a	1,36	a
	SM	0,85	b	1,14	b	7,11	b	3,70	b	7,42	b
Block		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.	
H ₂ O		n.s.		*		n.s.		n.s.		n.s.	
SM		***		***		***		***		***	
QM		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂ * H ₂ O		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂ * SM		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂ * QM		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.		n.s.	

Tab. A-71

WSC-Konzentrationen in versch. Halmabschnitten zum WS 92 nach Manipulation der Quellen- und Senkenstärken 1996. Wirkung von Quellen / Senken Manipulationen (KM = keine Manipulation, QM = reduzierte Quellenstärke teilw. Blattentfernung, SM = reduzierte Senkenstärke durch teilw. Entf. von Ährchen) auf den Peduncle-Anteil am Gesamthalm und die Gesamt-WSC-Konzentrationen in den Halmfraktionen Gesamthalm, Peduncle und zur Kornreife im Jahr 1996. Die einzelnen Haupthalme wurden zur Anthese manipuliert und während der gesamten Anzucht unterschiedlichen CO₂-, O₃- und Bewässerungsbedingungen unterworfen. TG: Trockengewicht. Daten ± Standardabweichung (SA) bei n = 4 (Mischproben von 2-5 Halmen). ANOVA und MANOVA der genannten Faktoren, Mittelwertsvergleich der gepoolten Werte der Manipulationsbehandlungen (LSD-Test auf 95% - Niveau spaltenweise).

CO ₂	H ₂ O	Man.	Peduncle Anteil am Gesamthalm [%]	SA	Gesamt- WSC Gesamthalm [mg / g TG]	SA	Gesamt- WSC Peduncle [mg / g TG]	SA	Gesamt- WSC Resthalm [mg / g TG]	SA
NF	TS	KM	40,2	± 2,9	4,49	± 0,66	5,84	± 0,69	3,58	± 0,78
+320	TS	KM	41,6	± 4,9	4,50	± 0,90	5,48	± 1,29	3,75	± 0,52
NF	GB	KM	43,7	± 5,9	3,87	± 0,84	5,30	± 1,23	2,72	± 0,41
+320	GB	KM	41,1	± 4,7	4,09	± 0,92	4,94	± 1,01	3,46	± 1,11
NF	TS	QM	39,1	± 1,0	5,02	± 0,48	6,25	± 1,30	4,21	± 0,52
+320	TS	QM	40,3	± 3,3	4,55	± 0,62	6,04	± 1,26	3,55	± 0,40
NF	GB	QM	43,2	± 2,5	3,60	± 0,55	4,43	± 0,89	2,98	± 0,35
+320	GB	QM	40,4	± 3,4	3,67	± 0,26	3,89	± 0,60	3,47	± 0,86
NF	TS	SM	40,6	± 3,1	20,95	± 17,58	26,28	± 23,38	17,59	± 14,01
+320	TS	SM	40,6	± 2,1	26,95	± 6,43	41,24	± 11,24	17,42	± 9,43
NF	GB	SM	40,8	± 1,6	19,25	± 15,65	27,44	± 22,09	13,81	± 12,16
+320	GB	SM	39,2	± 2,7	13,70	± 8,60	19,37	± 12,90	10,00	± 5,77

alle Werte, LSD-Test

	KM	41,7	4,2	a	5,4	a	3,4	a
	QM	40,7	4,2	a	5,2	a	3,6	a
	SM	40,3	20,2	b	28,6	b	14,7	b
Block		n.s.	n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂		n.s.	n.s.		n.s.		n.s.	
H ₂ O		n.s.	n.s.		n.s.		n.s.	
SM		n.s.	***		***		***	
QM		n.s.	n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂ * H ₂ O		n.s.	n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂ * SM		n.s.	n.s.		n.s.		n.s.	
CO ₂ * QM		n.s.	n.s.		n.s.		n.s.	

7.2 Abkürzungsverzeichnis

+80	NF + 80 ppm CO ₂ Zudosierng
+160	NF + 160 ppm CO ₂ Zudosierung
+160 / O ₃	NF + 160 ppm CO ₂ Zudosierung + O₃ Zudosierung
+300	NF + 300 ppm CO ₂ Zudosierung (CSTR-Versuch)
+320	NF + 320 ppm CO ₂ Zudosierung
+320 / O ₃	NF + 320 ppm CO ₂ Zudosierung + O₃ Zudosierung
AHL	A mmonium- H arnstoff L ösung (N-Dünger)
A	CO ₂ – Austauschrate im Bestand [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
BM	Gesamt- B iomasse (UBM + OBM)
BD	B lattdüngung
C _{ass}	Auf 15 h Lichtperiode berechnete CO ₂ – Austauschrate [$\mu\text{mol m}^{-2}$]
CSTR	C ontinuous s tirred t ank r eactors (Spezial-Expositionsanlage)
DC	D ünnschichtchromatographie
DP	Polymerisationsgrad (d egree of p olymerization) von Fruktanen
ED 73	Torfsubstrat, vorgedüngt (kommerzielle Bezeichnung)
EDKF	E nde d er K ornfüllung (als Termin)
ESPACE	E uropean S tress P hysiology and C limate E xperiment
FACE	F ree A ir CO ₂ E nrichment (Freiluft-CO ₂ – Begasungs-Anlage)
Fahne-1	Zweitoberstes Blatt (Fahnenblatt weniger 1)
FG	F rischgewicht
GB	G ut bewässert (Versuchsvariante)
GW	Düngung über G ießwasser
HI	Ernteindex (H arvest i ndex): Quotient aus OBM und Korngewicht
HPLC	Hochdruck-Flüssigkeits-Chromatographie (H igh P erformance L iquid C hromatography)
HL	Starklicht (h igh l ight, $780 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Kap.	K apitel (der vorliegenden Schrift)
KM	K eine M anipulation (Kontrollvariante gegenüber QM und SM)
LA	Blattfläche (l eam a rea)
LAI	Blattflächenindex (L eam a rea i ndex) in m ² Blattfläche pro m ² Grundfläche (dimensionslos)
LAI _{grün}	L AI der g rünen Blattfläche
LDPE	Materialbezeichnung für "Plastiktüten": l ow d ensity p olyethylen
LL	Schwachlicht (l ow l ight, $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
LS	l ehmiger S and (Substratvariante)
n.b.	Daten nicht erhoben bzw. nicht bestimmbar (n icht b estimmt)
NF	Ungefilterte Umgebungsluft ohne CO ₂ oder O ₃ – Anreicherung (n on f iltered)
O ₃	Behandlungsvariante NF + O₃ – Zudosierung
OBM	O berirdische B iomasse
OTC	O pen- t op c hamber (oben-offene Kammer)
P-Wert	Wahrscheinlichkeitswert (bestimmt über Varianzanalyse)
PE	Materialbezeichnung: P olyethylen
PAR	Photosynthetisch aktive Strahlung (400 – 700 nm; p hotosynthetic a ctive r adiation)
Pn	N etto- P hotosyntheserate auf Blattebene [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
QM	Q uellen m anipulation

RubisCo	R ibulose-1,5- b isphosphat-Carboxylase/ O xygenase
SM	Senken m anipulation
r.F.	R elative Luft f euchtigkeit
T	T emperatur [° C]
T15	Temperaturbehandlung: 15 °C angestrebt
T20	Temperaturbehandlung: 20 °C angestrebt
T25	Temperaturbehandlung: 25 °C angestrebt
TG	T rocken g ewicht
TKG	T ausend k orn g ewicht [in g]
TM	T rocken m asse
TNC	T otal n onstructural c arbohydrates (Nicht-Struktur-Kohlenhydrate: WSC + Stärke)
TS	T rocken s tress-Behandlung
UBM	U nterirdische B iomasse
UBM _{Anteil}	A nteil der UBM an der BM [%]
WS	W uchs s tadium nach Tottman und Broad (1987)
WSC	W ater s oluble c arbohydrates (wasserlösliche Kohlenhydrate)
WUE	Wasserausnutzungseffizienz (w ater u se e fficiency)

7.3 Lebenslauf

Lebenslauf

Angaben zur Person	Ommo Edzard Ommen geb. 06.10. 1965 in Jever Staatsangehörigkeit: deutsch Familienstand: verheiratet, zwei Kinder
Anschrift	Wilhelm-Raabe-Str. 19 38104 Braunschweig
Schulbildung	1971 – 1975 Grundschule "Harlinger Weg" in Jever 1975 – 1977 Orientierungsstufe Jever 1977 – 1984 Mariengymnasium Jever 06/84 Abitur
Zivildienst	10/84 – 05/86 Zivildienst in der Jugendherberge Tossens (Gemeinde Butjadingen)
Studium	1986 – 1993: Biologie an der Technischen Universität Braunschweig Hauptfach: Botanik Nebenfächer: Biochemie und Bodenkunde 12/93 Diplom, Gesamtnote: sehr gut
Berufserfahrung als Biologe	05/94 – 12/97: wissenschaftlicher Angestellter im Institut für Produktions- und Ökotoxikologie der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft (FAL) in Braunschweig seit 01/98: Gastwissenschaftler im Institut für Agrarökologie der FAL Braunschweig
Berufserfahrung als EDV-Consulter	11/98 – 06/00 Qualifizierung als Netzwerkadministrator, Erlangung der MCSE-Qualifikation 08/99 – 05/00: User Support beim Enterprise Help Desk (EHD) der Volkswagen AG in Wolfsburg seit 06/00: Anstellung bei der Parat GmbH als EDV-Consulter für die Volkswagen AG in Wolfsburg